ELECTROMYOGRAPHISCHE ONDERZOEKINGEN BIJ VERSCHILLENDE VORMEN VAN CENTRALE INNERVATIE BIJ DE KAT

J. F. G. BREVÉE

ELECTROMYOGRAPHISCHE ONDERZOEKINGEN BIJ VERSCHILLENDE VORMEN VAN CENTRALE INNERVATIE BIJ DE KAT

ELECTROMYOGRAPHISCHE ONDERZOEKINGEN BIJ VERSCHILLENDE VORMEN VAN CENTRALE INNERVATIE BIJ DE KAT.

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR IN DE GENEESKUNDE AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT TE UTRECHT, OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS Dr. H. F. NIERSTRASZ, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE, VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT, TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER GENEESKUNDE TE VERDEDIGEN OP DINSDAG 16 JUNI 1925 DES NAMIDDAGS 4 UUR, DOOR

JOHANNES FREDERIK GERARD BREVÉE
ARTS TE BUNNIK, GEBOREN TE SLUIS.

ELECTR. DRUKKERIJ L. E. BOSCH & ZOON, UTRECHT

AAN MIJNE VROUW

Het lang gekoesterde plan, gebruik te maken van de gelegenheid, die de wet Limburg mij biedt, om te promoveeren, is thans tot uitvoering gekomen.

Dat dit proefschrift tot stand is kunnen komen, dank ik in de eerste plaats aan de bereidwilligheid, waarmede gij Hooggeleerde ZWAARDEMAKER, *Hooggeachte Promotor, mij toestondt in uw Laboratorium werkzaam te zijn; ik betuig U daarvoor mijn groote erkentelijkheid.*

In de tweede plaats ben ik bijzonderen dank verschuldigd aan U, waarde DUSSER DE BARENNE, *voor de hulp en voorlichting mij verleend, en niet het minst voor de onverzwakte ijver, waarmede gij mij zijt voorgegaan op het moeilijke pad der experimenteele Physiologie. Ondanks de vele moeilijkheden die zich bij proefnemingen onvermijdelijk voordoen, waart gij mij steeds een voorbeeld, om door te zetten en te trachten tot een resultaat te komen.*

Tot slot een woord van dank aan hen, die mij behulpzaam waren bij het tot stand komen van dit proefschrift.

INHOUD

Bladz.

Inleiding 1

Methodiek 16

Proefondervindelijke gegevens..... 22

Samenvatting der proefondervindelijke gegevens..... 45

ELECTROMYOGRAPHISCHE ONDERZOEKINGEN BIJ VERSCHILLENDE VORMEN VAN CENTRALE INNERVATIE BIJ DE KAT.

Inleiding.

Zooals reeds lang bekend is, treden er bij de verrichtingen der levende weefsels, electrische verschijnselen op. Wij behoeven hier slechts aan de beroemde onderzoekingen van de grondleggers der moderne electrophysiologie MATTEUCCI en DU BOIS-REYMOND te herinneren om er op te wijzen, dat ook bij de samentrekking der dwarsgestreepte spieren zich electrische verschijnselen voordoen. DU BOIS-REYMOND meende met zijn „Willkürversuch" het bestaan daarvan ook bij de willekeurige contractie van de menschelijke spieren geleverd te hebben. Dat was evenwel een vergissing, want de proef is later door HERMANN als een „secretiestroom" der huidklieren ontmaskerd.

Aan LUDIMAR HERMANN [1]) komt de eer toe het eerst aangetoond te hebben, dat zich bij de samentrekking der normaal in het lichaam aanwezige menschelijke dwarsgestreepte spieren electrische verschijnselen voordoen. Bij prikkeling van de armzenuwen in den oksel door enkel-

[1]) L. HERMANN. Über den Aktionsstrom der Muskeln am lebenden Menschen. Pflügers Archiv, 16, 1877, blz. 410.

voudige inductieslagen, kon hij van de vingerbuigers aan den onderarm diphasische actiestroomen afleiden. HERMANN kon toen ook nog vaststellen dat de twee tegengesteld gerichte phasen dier actiestroomen even groot waren, waaruit volgt, dat in de ongeschonden spier de prikkelgeleiding zonder decrement plaats heeft.

Het zou echter nog vele jaren duren voor de bij de willekeurige samentrekking der menschelijke spieren optredende actiestroomen opgenomen zouden worden. De apparaten (boussole en differentiaalrheotoom van BERNSTEIN) welke HERMANN ten dienste stonden, stelden hem daartoe niet in staat. Eerst in 1908 heeft PIPER [1]) deze met den snaargalvanometer van EINTHOVEN opgeteekend.

Met zijn „trechterelectroden" van de huid boven de te onderzoeken spier afleidende, vond PIPER, bij de willekeurige samentrekking, vrij regelmatige rhythmische actiestroomen met een frequentie van **50** per sec.; een soortgelijke curve kon hij ook verkrijgen als hij, in plaats van de spier willekeurig tot samentrekking te brengen, dit deed door de zenuw van die spier rhythmisch met 50 inductieslagen per secunde te prikkelen. Op grond van dit feit meende hij, dat de frequentie van 50 actiestroomen per sec., zijn „fünfziger Rhythmus", bij de willekeurige innervatie tot stand komt, doordat het centrale zenuwstelsel dan 50 impulsen per sec.

---

[1]) H. PIPER. Über den willkürlichen Muskeltetanus. Pflügers Archiv. 119, 1907, blz. 301.

H. PIPER. Neue Versuche über den willkürlichen Tetanus der quergestreiften Muskeln. Zeitschrift f. Biol. 50, 1908, blz. 393.

H. PIPER. Elektrophysiologie menschlicher Muskeln. (J. SPRINGER, Berlin) 1912.

langs de motorische zenuwvezels naar de spier afzendt, of m.a.w. dat de frequentie der van de spier afgeleide actiestroomen bij haar willekeurige samentrekking de weergave van het rhythme der motorische neuronen zou zijn.

Op deze laatste uitspraak kwam reeds spoedig kritiek. Allereerst van FLORENCE BUCHANAN[1]). Met den capillair electrometer van LIPPMANN werkende, kon zij zich om twee redenen niet met de zienswijze van PIPER vereenigen. Wel is waar vond ook zij, dat de actiestroomen der spier bij de willekeurige samentrekking een discontinu karakter hebben; door indirecte prikkeling van de spier, dus van de zenuw uit, met den constanten stroom kreeg zij echter niet een soortgelijke curve als bij de willekeurige samentrekking. Haar tweede argument ontleende zij aan de uitkomsten van een uitgebreid onderzoek over de actiestroomen der strychnine-krampen van den kikvorsch. Zij vond daarin twee soorten golven, groote, „waves", met een frequentie van 3 tot 14 per sec., waarop kleinere, „wavelets" met een frequentie van 40 tot 100 per sec., gesuperponeerd waren. Door de temperatuur van de spier te veranderen, zag zij de frequentie dier kleinere golfjes veranderen. Bij 7° C. was hun frequentie van 40 tot 54 per sec., bij 16° C. van 100—110 per sec. Haar gevolgtrekking was, op grond van dit gegeven, dat die golfjes niet de weergave van een centraal rhythme kunnen zijn, maar die van een aan de spier eigen rhythme.

Bij verandering der temperatuur van het ruggemerg zag BUCHANAN geen verandering van de frequentie dier „wave-

[1]) FL. BUCHANAN. The electrical response of muscle to voluntary reflex and artificial stimulation. Quarterly Journal of experim. Physiol. 1, 1908, blz. 211.

lets". Zij nam aan dat deze in de curven der strychninekrampen het analogon der actiestroomen bij de willekeurige samentrekking zijn en stond daarom afwijzend tegenover de uitspraak van PIPER, dat de frequentie der actiestroomen der spieren onder die omstandigheden de weergave van een centraal nerveus rhythme zou zijn.

Over dit vraagstuk is in den loop der jaren een vrij uitgebreide literatuur ontstaan. Ook de opgave van PIPER omtrent de frequentie der actiestroomen heeft aanleiding tot kritiek gegeven.

PIPER is tot zijn rhythme van 50 impulsen per sec. gekomen, door alleen de grootere, regelmatige diphasische actiestroomen in aanmerking te nemen en als uitdrukking van het centrale nerveuze rhythme te beschouwen. De kleinere, onregelmatige actiestroomen meende hij te mogen opvatten als veroorzaakt door interferentie van niet gelijktijdig in de spier aankomende impulsen en daarombuiten beschouwing te kunnen laten.

De meeste onderzoekers na PIPER hebben zijn resultaten, wat de frequentie der actiestroomen betreft, niet kunnen bevestigen. Een dergelijk regelmatig rhythme ontmoet men slechts zelden. Ook in de mededeelingen van PIPER, waarin ontegenzeggelijk in meerdere curven het tellen dier regelmatigere actiestroomen vrij gemakkelijk is, komen curven voor, waarin dat minder gemakkelijk en in mindere of meerdere mate een kwestie van willekeur is, welke actiestroomen men zal meetellen en welke niet; men vindt allerlei overgangen, van de grootste in de curven voorkomende uitslagen tot de kleinste, nog juist waarneembare afwijkingen der snaar.

Reeds BUCHANAN [1]) vond, dat met den capillair electrometer „in the handmuscles a response frequency of 100 to 140 per second appears more often than any slower one". Voor den masseter kwam zij zelfs tot een getal van 170 tot 200 actiestroomen per sec.

Ook DITTLER en GARTEN [2]) gaven aan, dat zij bij hun proefdieren, tijdens de samentrekking van het middenrif bij de natuurlijke ademhaling, actiestroomen, opgenomen met den snaargalvanometer, met een frequentie van 120 tot 140 per sec. vonden, mits de lichaamstemperatuur van het proefdier normaal was. De lagere frequenties die DITTLER[3]) bijv. in zijn vroegere proeven over de actiestroomen van het middenrif zag, zijn door de abnormaal lage temperatuur van het proefdier en dus van de spier (afkoeling o.a. tot 31° C.) te verklaren.

DITTLER en GARTEN maken er eveneens op opmerkzaam dat het veelal bijna onmogelijk is, in hun curven de „elementaire" golven, in den zin van PIPER, vast te stellen. In latere proeven vonden DITTLER en GÜNTHER [4]) voor de willekeurige samentrekking der menschelijke spier frequenties der actiestroomen van 120—140 per sec.

---

[1]) FL. BUCHANAN. l.c. blz. 226.

[2]) R. DITTLER en S. GARTEN. Die zeitliche Folge der Aktionsströme in Phrenicus und Zwerchfell bei der natürlichen Innervation. Zeitschrift f. Biol. 58, 1912, blz. 420.

[3]) R. DITTLER. Über die Innervation des Zwerchfelles als Beispiel einer tonischen Innervation. Pflügers Archiv. 130, 1909, blz. 400.

[4]) R. DITTLER en H. GÜNTHER. Über die Aktionsströme menschlicher Muskeln bei natürlicher Innervation, nach Untersuchungen an gesunden und kranken Menschen. Pflügers Archiv, 155, 1913, blz. 251.

BERITOFF heeft ook het lage getal van PIPER, niet kunnen terug vinden; bij de reflectorische spiercontracties van den zomerkikvorsch, (dus bij een *koud*bloedig dier) vond hij [1]) zelfs nog een frequentie van 150 actiestroomen per sec.

Ook andere onderzoekers geven mededeelingen die op dit punt afwijken van de opgaaf van PIPER, zoo b.v. FAHRENKAMP[2]), FORBES en zijn medewerkers[3]), DUSSER DE BARENNE[4]), COOPER en ADRIAN [5]).

Wat dit punt betreft, meen ik wel als de algemeene opvatting uit de literatuur te kunnen aangeven, dat bijkans geen der latere onderzoekers het „fünfziger Rhythmus" van PIPER heeft kunnen weervinden. Integendeel nemen verreweg de meesten aan, dat de dwarsgestreepte spieren van den mensch, van de warmbloedige dieren, en ook die van koudbloedige dieren (zooals de kikvorsch en de pad) bij willekeurige resp. reflectorische contracties, een frequentie van 140 tot 200, gemiddeld 150 à 160 actiestroomen per sec.

---

[1]) J. S. BERITOFF. Zur Kenntnis der Erregungsrhythmik des Nerven- und Muskelsystems. Zeitschrift f. Biologie 67, 1913, blz. 125.

[2]) K. FAHRENKAMP. Über die Aktionsströme des Warmblütermuskels im Strychnintetanus. Zeitschr. f. Biol. 59, 1913, blz. 426.

[3]) A. FORBES en W. C. RAPPLEYE. The effect of temperature changes on rhythm in the human electromyogram. American Journal of Physiology, 42, 1917, blz. 228.

[4]) J. G. DUSSER DE BARENNE. Untersuchungen über die Aktionsströme der quergestreiften Muskulatur bei der Enthirnungsstarre der Katze und der Willkürkontraktion des Menschen. Skandin. Archiv f. Physiol, 43, 1923 (Festschrift für ROBERT TIGERSTEDT), blz. 107.

[5]) SYBIL COOPER en E. D. ADRIAN. The frequency of discharge from the spinal cord in the frog. Journal of Physiology, 58, 1923, blz. 209.

vertoonen. Deze actiestroomen zijn wat hun amplitude en hun opvolging betreft volkomen onregelmatig. In het bovenstaande ligt reeds opgesloten, dat de frequentie dier actiestroomen bij de verschillende dieren, ook die derzelfde soort, wisselend is; meestal vindt men bij dezelfde proefpersoon en bij hetzelfde proefdier op verschillende tijdstippen der proefneming, mits onder gelijke omstandigheden en voorwaarden onderzoekende, vrijwel dezelfde frequenties.

Het vraagstuk, of de van de spier afgeleide actiestroomen de weergave zijn van een peripheer, aan de spier eigen rhythme, dan wel die van een centraal nerveus rhythme, heeft ook tot veel gedachtenwisseling aanleiding gegeven. We hebben reeds medegedeeld, dat PIPER in de actiestroomen der spier, bij haar willekeurige samentrekking, de weergave van een centraal rhythme zag, BUCHANAN die van een peripheer rhythme.

DITTLER en GARTEN [1]) hebben een gewichtig proefondervindelijk gegeven in deze verstrekt. Door tijdens de normale ademhalingsbewegingen van het middenrif van den hond en de kat *tegelijk* de actiestroomen van deze spier èn die van de haar innerveerende zenuw, den n. phrenicus naar twee snaargalvanometers af te leiden, die de trillingen hunner snaren op dezelfde photographische plaat opteekenden, konden DITTLER en GARTEN aantoonen, dat de actiestroomen in die twee curven practisch gesproken, geheel parallel verliepen; daaruit maken zij natuurlijk de gevolgtrekking, dat

[1]) R. DITTLER en S. GARTEN. Die zeitliche Folge der Aktionsströme in Phrenicus und Zwerchfell bei der natürlichen Innervation. Zeitschr. f. Biologie, 58, 1912, blz. 443.

„jede natürliche Erregung des Nervus phrenicus eine Erregung des Zwerchfelles nach sich zieht" [1]).

Deze onderzoekers zijn dus overtuigde aanhangers van de door PIPER voorgestane zienswijze; hun gegevens zijn nog onlangs door GASSER en NEWCOMER [2]) ten volle bevestigd.

Kritiek op deze opvatting werd na de reeds besprokene door BUCHANAN geleverde, uitgeoefend door FORBES en RAPPLEYE [3]). Ook zij zagen dat men door verandering van de temperatuur der spieren van welke de actiestroomen worden afgeleid, de frequentie dier actiestroomen in het electromyogram kan veranderen; door afkoeling wordt de frequentie verminderd, door verwarming wordt de frequentie vermeerderd. Dit proefondervindelijk gegeven legt bij hen veel gewicht in de schaal, zoodat ook zij daarin reeds voldoende grond zien voor de uitspraak, dat „the rhythm of actioncurrents appearing in the electromyogram of human voluntary contraction is no direct index of the rhythm of central innervation involved in the act". [4])

Op grond van schattingen omtrent den duur der absolute en relatieve refractaire periode van zenuw en spier, zooals die vooral bekend geworden is door het werk van KEITH LUCAS en ADRIAN bij het koudbloedig dier, komen FORBES en RAPPLEYE tot de voorstelling, dat de ruggemergs-

---

[1]) R. DITTLER en S. GARTEN, l.c. blz. 449.

[2]) GASSER en NEWCOMER. American Journal of Physiology, 57, 1921, blz. 1.

[3]) A. FORBES en W. C. RAPPLEYE. The effect of temperature changes on rhythm in the human electromyogram. American Journal of Physiology, 42, 1917, blz. 228.

[4]) A. FORBES en W. C. RAPPLEYE. l.c. blz. 243.

centra impulsen uitzenden met een frequentie van 300 tot 400 en wellicht zelfs tot 1000 per sec. Bij deze hooge frequentie, althans de laatstgenoemde, zullen zeer vele prikkels in de absolute resp. het begin der relatieve refractaire periode der spier vallen en komen zij aldus tot de verklaring voor het optreden van een veel lagere frequentie der actiestroomen der spier, b.v. gelegen tusschen 100 en 150 per sec.; zelfs zouden zij op deze wijze eventueel het „fünfziger Rhythmus" van PIPER kunnen verklaren. Zij steunen bij hun voorstelling op enkele gegevens uit de proefnemingen van BERITOFF, welke deze redeneering inderdaad zouden kunnen staven. BERITOFF heeft gevonden dat de spier (van den kikvorsch) bij reflectorische prikkeling, dus door prikkeling van afferente zenuwvezels, het rhythme dier prikkeling tot een frequentie van 250 per sec. getrouw weergeeft en dus getrouw volgt; bij hoogere frequenties dier afferente prikkels, b.v. 300 per sec. en hooger, daalde de frequentie der reflectorisch verwekte actiestroomen der spier tot 150 per sec. en in sommige stukken der curven nog lager, zelfs tot 100 per sec. De mogelijkheid van de redeneering van FORBES en RAPPLEYE moet dus zonder meer toegegeven worden. Latere onderzoekingen van COOPER en ADRIAN [1]) echter hebben tot de gevolgtrekking geleid, dat het uiterst onwaarschijnlijk is, dat de frequentie der centrifugale spinale impulsen te hoog is om door de spier gevolgd te worden. In een latere mededeeling trouwens

---

[1]) SYBIL COOPER en E. D. ADRIAN. The frequency of discharge from the spinal cord in the frog. Journal of Physiology, 58, 1923, blz. 209.

heeft FORBES[1]) tezamen met MC KEEN CATTELL de aan zijn oorspronkelijke opvatting ten deze analoge zienswijze van ATHANASIU bestreden, waarin men wel een aanduiding mag zien, dat hij van zijn in 1917 gehuldigde opvatting is teruggekomen, al heeft hij deze, zoover mij althans bekend, niet rechtstreeks teruggenomen.

Voor de opvatting, welke FORBES en RAPPLEYE in 1917 hadden, dat de frequentie der van de spier afgeleide actiestroomen niet de directe weergave der centrale nerveuze impulsen zou zijn, hadden zij behalve hun reeds vermelde proeven met afkoeling en verwarming der spier, ook nog de volgende overweging, die wij met het oog op het directe verband met het uitgangspunt van ons onderzoek onvertaald willen weergeven. Na de op blz. 8 aangehaalde zin vervolgen zij [2]):

„The change of rhythm attending change of temparature would be inexplicable on any such basis. For why should a change in the temperature of the muscle cause a change in the frequency of discharge of impulses from the ganglion-cells, whose temperature remains constant? This might conceivably be if afferent impulses coming from the muscle modified the nerve centers as to alter its frequency of discharge; but this assumption is far fetched and invokes nervous influences to which we know of no analogy."

Wat allereerst de hierboven aangehaalde vraag betreft, zouden wij, in overeenstemming met COOPER en ADRIAN,

---

[1]) A. FORBES en MC. KEEN CATTELL. Electrical studies in mammalian reflexes. IV. The crossed extension reflex. American Journal of Physiology. 70, 1924, blz. 149.

[2]) A. FORBES en W. C. RAPPLEYE. l.c. blz. 243.

er op willen wijzen, dat zoo iets zich zeer goed laat denken. Reeds BERITOFF heeft in 1913 er op gewezen, dat de grensfrequentie van het antwoord van de reflexboog bepaald zal worden door dat deel van dien boog, dat de langste refractaire periode heeft; de proeven van COOPER en ADRIAN hebben aangetoond, dat de dwarsgestreepte spier van den kikvorsch, dus van een koudbloedig dier, door afkoeling reeds betrekkelijk gauw zoo traag wordt, dat zij de beperkende factor in deze wordt. De spier van een warmbloedig dier zal dus nog gevoeliger zijn voor afkoeling. Maar bovendien wordt het gewicht van de boven aangehaalde beschouwing van FORBES en RAPPLEYE zeer verzwakt, zoo niet opgeheven, door het feit dat wij heden verschillende proefondervindelijke gegevens kennen, die aantoonen, dat de „assumption" welke die onderzoekers in 1917 „far fetched" mochten noemen, wel degelijk gemaakt moet worden. Wij weten nu dat verschillende afferente impulsen een belangrijke rol spelen bij het tot stand komen der relatief hooge frequentie, die de actiestroomen der spier bij allerlei centrale innervaties laten zien. Wij moeten bij dit punt iets langer stilstaan, omdat het bovendien het uitgangspunt geweest is voor de in dit proefschrift nog te beschrijven proefnemingen.

DUSSER DE BARENNE [1]) heeft eenige jaren geleden aangetoond dat èn bij de willekeurige samentrekking der menschelijke dwarsgestreepte spier èn bij de onthersenings-

[1]) J. G. DUSSER DE BARENNE. Untersuchungen über die Aktionsströme der quergestreiften Muskulatur bei der Enthirnungsstarre der Katze und der Willkürkontraktion des Menschen. Skandinav. Archiv f. Physiologie 43, 1923, blz. 107.

stijfheid, die bij de kat na doorsnijding van den hersenstam ter hoogte van de lamina quadrigemina optreedt, de frequentie der actiestroomen, die bij deze vormen van samentrekking van de spieren afgeleid kunnen worden, belangrijk afneemt, als de proprioceptieve impulsen uit de spier, die zich samentrekt, worden uitgeschakeld. Bij den mensch heeft DUSSER DE BARENNE dit gedaan door intramusculaire inspuiting van novocaine in een bepaalde concentratie, bij het proefdier door de achterwortels, welke de spier waarmede geexperimenteerd werd, van sensibele vezels voorzien, door te snijden. Klaarblijkelijk verhoogen de proprioceptieve prikkels, die tijdens de samentrekking der spier daarin ontstaan en langs de centripetale zenuwvezels naar het ruggemerg opstijgen, de frequentie der actiestroomen van de spier.

Niet alleen de proprioceptieve impulsen spelen in dit opzicht een rol, ook de labyrinthen zenden veelal prikkels uit, die de frequentie der actiestroomen verhoogen, zooals DUSSER DE BARENNE [1]) daardoor kon aantoonen, dat hij bij meerdere proefdieren een duidelijke afname der frequentie van de actiestroomen bij ontherseningsstijfheid waarnam na dubbelzijdige labyrinthexstirpatie.

Een invloed van geheel anderen oorsprong op de frequentie der actiestroomen van een andere dwarsgestreepte spier, konden DUSSER DE BARENNE en J. B. ZWAARDEMAKER [2])

---

[1]) J. G. DUSSER DE BARENNE. l.c. blz. 112.

[2]) J. G. DUSSER DE BARENNE en J. B. ZWAARDEMAKER. Over den invloed der vagi op de frequentie der actiestroomen van het middenrif gedurende zijn samentrekking bij de ademhaling. Verslagen Kon. Akad. v. Wetensch. A'dam, 32, 1923, blz. 808.

vaststellen aan het middenrif. Bij de kat en bij het konijn vonden zij, dat de frequentie der actiestroomen van het middenrif bij de normale ademhalingsbewegingen van het proefdier steeds vergroot werd door doorsnijding der beide vagi aan den hals, of uitschakeling dezer zenuwen door plaatselijke narcose met novocaine oplossing. Deze proefondervindelijke gegevens toonen dus aan dat verschillende afferente impulsen van grooten invloed zijn, althans kunnen zijn, op de frequentie der actiestroomen van een zich samentrekkende spier, zoodat op het oogenblik de boven aangehaalde aanname van FORBES en RAPPLEYE een proefondervindelijk feit geworden is, waarmee rekening gehouden moet worden. Deze factor kan derhalve in de proeven met afkoeling van de spier van BUCHANAN, FORBES en RAPPLEYE en andere wel degelijk een rol gespeeld hebben.

Voor hun proeven op den kikvorsch komen ten slotte COOPER en ADRIAN tot de uitspraak, dat de frequentie der spinale impulsen dezelfde is als die van de actiestroomen van het electromyogram.

Volledigheidshalve zij hier nog melding gemaakt van de proeven van ATHANASIU [1]), waaruit deze besluit tot het bestaan van een frequentie der nerveuze impulsen bij de zoogdieren van 300 tot 500 à 550 per sec. De beschouwingen van dezen onderzoeker over dit onderwerp zijn reeds door LAPICQUE [2]), COOPER en ADRIAN [3]), alsook door FORBES en

---

[1]) A. ATHANASIU. Comptes-rendu de l'Académie des Sciences, 19 Juni 1922 en Journal de Physiologie et Pathologie générale, 21, 1923, blz. 1.

[2]) L. LAPICQUE. Sur la cadence de l'influx moteur volontaire. C. R. Soc. de Biol. de Paris, 87, 1922, blz. 424. en zijn antwoord

Mc. KEEN CATTELL [1]) in mijn oogen zoo afdoende weerlegd, dat ik de vrijheid neem ze hier zonder nadere bespreking voorbij te gaan.

Het komt mij op grond van dit overzicht der literatuur voor, dat de zienswijze waarvoor het meeste te zeggen valt, die van PIPER is: de frequentie der actiestroomen van de dwarsgestreepte spieren bij hun willekeurige of reflectorische samentrekking is in het algemeen de getrouwe weergave van de nerveuze impulsen, die haar van uit het centrale zenuwstelsel langs de motorische zenuw bereiken.

Een reeds oude strijdvraag op het gebied, dat ons hier bezighoudt is nog steeds of de motorische neuronen alle tegelijkertijd hunne impulsen naar de spier afzenden („Salvo-Feuer" van BRÜCKE) dan wel onregelmatig en elkander afwisselend („Peloton-Feuer" van BRÜCKE). In het eerste geval zouden de actiestroomen de uitdrukking zijn van even zoo vele impulsen in elk motorisch neuron op zichzelf, in het tweede geval zou uit de frequentie dier actiestroomen zonder meer niet tot de frequentie der nerveuse impulsen in elk neuron afzonderlijk besloten mogen worden. Het komt mij echter beter voor dit punt pas later bij de bespreking van de gegevens der hier mede te deelen proeven onder de oogen te zien.

Het door DUSSER DE BARENNE proefondervindelijk vastgestelde, reeds vermelde gegeven, dat de frequentie der

---

aan ATHANASIU; C. R. Soc. de Biol. de Paris, 88, 1923, blz. 35. Voor de repliek van ATHANASIU zie men C. R. Soc. de Biol. de Paris, 87, 1922 blz. 1356.

[3]) S. COOPER en E. D. ADRIAN. l.c. blz. 226.

[1]) A. FORBES en Mc. KEEN CATTELL. l.c. blz. 165.

actiestroomen bij willekeurige samentrekking en bij ontherseningsstijfheid belangrijk vermindert door uitschakeling der proprioceptieve impulsen was het uitgangspunt der hier te beschrijven proeven. De volgende vraag lag, gezien dit gegeven, voor de hand:

Welke is de frequentie der actiestroomen tijdens de samentrekking van een spier bij centrale innervatie, indien zooveel mogelijk alle centripetale impulsen uitgeschakeld zijn?

Bij de bespreking der gevolgde werkwijze zullen wij uitvoerig op de proefondervindelijke omstandigheden ingaan, hier willen wij slechts kort en in het algemeen het beginsel dezer proeven aangeven.

Het kwam ons voor, dat een antwoord, of althans een benadering daarvan op de bovengestelde vraag aldus verkregen kon worden. Een deel van het ruggemerg n.l. het halsmerg wordt van de rest van het centrale zenuwstelsel door een craniale en een caudale dwarssnede geisoleerd. De dorsale vlakte van dat halsmerg wordt blootgelegd en door bekloppen daarvan, dus mechanische prikkels, of door doorstrooming met een constanten stroom, dan dus electrische prikkeling, een spier, b.v. de triceps brachii van een der voorpooten tot contractie gebracht en de actiestroomen daarvan met een snaargalvanometer geregistreerd. Nu worden de achterwortels van het halsmerg beiderzijds doorsneden en wordt door de zelfde prikkels wederom de triceps tot contractie gebracht.

Hoe is nu de frequentie der actiestroomen in het electromyogram van die spier?

Daarna wordt gepoogd de sensible mechanismen in de grijze achterzuilen van het geisoleerde halsmerg uit te

schakelen door plaatselijke aanwending van novocaïne op de dorsale vlakte van dat halsmerg. Wederom wordt de triceps op de vermelde wijze tot contractie gebracht. Hoe groot is dan de frequentie der actiestroomen van die spier?

Ziehier het werkprogramma, waardoor wij meenden de gestelde vraag te kennen benaderen.

Allereerst zullen wij nu de gevolgde werkwijze nauwkeurig meedeelen.

Methodiek.

Een eisch waaraan natuurlijk voldaan moest worden, is, dat het centrale zenuwstelsel zoo weinig mogelijk in shock moest verkeeren. Door SHERRINGTON heeft men een paar reflexpreparaten leeren kennen, die zelfs in de acute proefneming aan dezen eisch voldoen; dit zijn het *onthersende* en het *onthoofde* preparaat (*Sherringtons decerebrate* en *decapitate preparation*).

Het onthersende preparaat, waarbij de hersenstam ter hoogte der lamina quadrigemina dwars doorgesneden is, verkeert in ontherseningsstijfheid. Het is echter duidelijk dat wij deze stijfheid met zijn actiestroomen niet in onze proeven konden gebruiken, daar deze natuurlijk de door onze prikkels verwekte actiestroomen geheel zouden vertroebelen. In enkele der allereerste proeven hebben wij daarom, na het proefdier onthersend te hebben, de daardoor opgewekte ontherseningsstijfheid verwijderd door „secundair" het ruggemerg ter hoogte van een der bovenste halsmerg-segmenten door te snijden. Toen het ons echter bleek dat wij zeer goede actiestroomen verkregen bij het „ont-

hoofde" preparaat, hebben wij in alle verdere proeven steeds met dit laatste preparaat gewerkt.

Als proefdier is in deze proeven bijna uitsluitend gebruik gemaakt van de kat. Het operatief ingrijpen had als volgt plaats:

Narcose met aether op de gebruikelijke manier onder een glazen stolp. In diepe aethernarcose wordt de kat op de operatieplank vastgebonden, aanvankelijk in rugligging. Om afkoeling zooveel mogelijk tegen te gaan wordt reeds dadelijk de kunstmatige verwarming van het proefdier in werking gesteld.

Deze werd onderhouden door een drietal kooldraadlampen van 16 kaars elk, die vlak onder de operatietafel geplaatst waren. Met behulp van een in den endeldarm ingebrachte contact-thermometer, op 38° C. ingesteld, was het mogelijk de rectale temperatuur van het proefdier in ieder geval onder 38° C. te houden. Steeg de temperatuur boven 38° C. dan gingen automatisch de lampen uit, daalde de lichaamstemperatuur iets onder 38° C., dan werden de verwarmingslampen ook weer automatisch ontstoken.

Daarvoor zorgden een tweetal relais, één, voor sterkstroom, was in den keten der lampen, die op de gewone lichtleiding aangesloten waren, ingeschakeld, het andere voor zwakstroom, was in de thermometerketen opgenomen, te samen met een tweetal kleine elementen.

Allereerst werd nu op de gewone wijze een tracheacanule ingebracht en met behulp van een narcoseflesch met twee narcosekranen volgens KRONECKER [1]) en kunstmatige ademhaling de gewenschte narcosediepte onderhouden. Daarna werden de beide vagi aan den hals terzijde van de luchtpijp

[1]) Zie R. MAGNUS. Practische oefeningen in de Pharmacologie; (WOLTERS, Groningen, 1920, blz. 52).

doorsneden en de beide halsslagaderen onderbonden. Nu werd het proefdier in buikligging gebracht ten einde het halsmerg en het craniale gedeelte van het borstmerg bloot te leggen. Dit blootleggen werd steeds tot stand gebracht vanaf het eerste halsmergsegment tot aan het vierde of vijfde borstmergsegment en beiderzijds zoo ver mogelijk lateraalwaarts, zonder gevaar te loopen op bloeding uit de bloedvaten, die gelegen zijn in de tusschenwervelopeningen. Wij hebben sterk den indruk gekregen, dat vooral die proefdieren goede resultaten opleverden, bij welke tijdens dit gedeelte der operatie weinig of geen bloedverlies optrad. Wellicht is niet alleen het bloedverlies op zich zelf, door verzwakking van het proefdier, daarvoor verantwoordelijk te stellen, maar meer nog het feit dat langs deze vaten een belangrijk deel van de het ruggemerg voedende bloedstroom, het ruggemerg moet bereiken. Worden deze intervertebraalvaten beschadigd, dan zal de metamere bloedverzorging van het ruggemerg noodzakelijk schade lijden, al behoeft dit natuurlijk dank zij den bloedtoevoer langs andere wegen, d.w.z. langs de lange arteriën van het ruggemerg, nog niet tot een buitenwerkingstellen van dit deel van het centrale zenuwstelsel te leiden.

Nadat het ruggemerg over de gewenschte lengte was blootgelegd, werd overgegaan tot onthoofding van het proefdier. Terwijl SHERRINGTON na het dichtsnoeren der vertebraalarterien en na de dwarse doorsnijding van het halsmerg den kop van het proefdier verwijdert, hebben wij dit laatste nagelaten, omdat de kop in den kophouder goed gefixeerd, ons als een stevig steunpunt voor den romp bij onze opstelling zeer welkom was; dit is natuurlijk gene

principieel verschil tegenover de werkwijze van SHERRINGTON. Door ons werden dus de vertebraalarteriën afgesnoerd tusschen de dwarsuitsteeksels van den 1sten en 2den halswervel, waarna het centrale zenuwstelsel dwars doorgesneden werd tusschen atlas en schedel, dus ter hoogte van den overgang van het ruggemerg in het verlengde merg.

Na doorsnijding van het halsmerg werd steeds de narcose geeindigd, terwijl natuurlijk de kunstmatige ademhaling en verwarming werden voortgezet tot het einde der proefneming.

Nu kon een aanvang gemaakt worden met het in orde brengen der kunstbewerkingen voor het afleiden der actiestroomen. Deze afleiding geschiedde in de meeste onzer proeven, d.w.z. in die, waarin wij aan het halsmerg werkten, van den rechter m. triceps; in een paar proeven, werkende op het lumbo-sacraalmerg, van den rechter m. gastronemius. Wij willen hier een beschrijving geven voor de proeven op den triceps. De voorpoot werd steeds in zoodanigen stand gebracht, dat de spier flink gespannen was, en haar samentrekking zoo veel mogelijk tot de zgn. isometrische gerekend mag worden. Daardoor werden verschuivingen van het snaarbeeld ten gevolge van verplaatsingen der electroden zooveel mogelijk voorkomen. De haren werden over de strekzijde van de voorpoot weggeknipt en daarna een korte snede in de huid over het distale gedeelte der spier aangebracht, zonder de oppervlakkige fascie te beschadigen. Zeer gemakkelijk konden daarna twee dunne naaldvormige electroden, bestaande uit Ag, dat galvanoplastisch met een laagje $AgCl_2$ bedekt was, in de spier gestoken worden.

Het gebruik van zgn. naaldelectroden komt tegenwoordig meer en meer in zwang en biedt verschillende voordeelen, vooral bij het afleiden van actiestroomen bij allerlei vormen van spiercontractie, en ook vooral waar door gebruik te maken van de combinatie Ag-$AgCl_2$ deze electroden, zooal niet geheel onpolariseerbaar, toch practisch gesproken zeer weinig polarisatie bezitten. Bovendien speelt de polarisatie bij opnamen als de onze, n.l. van snel afloopende en wisselende actiestroomen eigenlijk geen rol van eenige beteekenis. De groote voordeelen aan deze electroden verbonden zijn: 1° het omgaan van den grooten weerstand en het groote polarisatievermogen der huid, 2° de mogelijkheid om van een veel kleiner deel der spier, d.i. dus van een veel kleiner aantal spiervezels af te leiden.

Het galvanoplastisch bedekken der Ag-naald met een laagje $AgCl_2$ is zeer eenvoudig. De twee zilveren naalden worden gedompeld in een geconcentreerde keukenzoutoplossing, waarin ook een stukje platgeslagen platina hangt. De koperen geleidingsdraden, aan de zilveren electroden gesoldeerd, zijn verbonden met de positieve pool van een accu van 2 Volt, het stukje platina is geleidend met de negatieve pool van het element verbonden. De geladen Cl-ionen der NaCl oplossing zullen nu onder invloed van den electrischen stroom naar de anode gaan en neerslaan op het Ag der electroden. Na eenige minuten zijn de electroden dan te gebruiken.

De plaats waar de electroden werden ingestoken, was steeds het distale derde deel der spier; de beide electroden lagen tevens in de lengteas van den triceps. Op deze manier leidt men onder de gunstigste voorwaarden af, nl., beide electroden aan denzelfden kant van den „nerveuzen aequator" van de spier en zooveel mogelijk in de lengterichting der spiervezels.

De snaargalvanometer in onze proeven was een groot model Edelmann; stroom der electromagneten 3—3,5 Ampères. Gebruikt werd een Au-snaar van ongeveer

2 μ diameter. Proefondervindelijk werd vastgesteld dat deze bij nagenoeg aperiodische instelling 660 à 670 trillingen per sec. getrouw weergeeft. Het was nog steeds dezelfde snaar, die DUSSER DE BARENNE [1]) voor zijn electromyographische onderzoekingen ook gebruikt had. De actiestroomen werden op de gevoelige plaat opgeteekend met behulp van het groote valapparaat van WERTHEIM SALOMOMSON, hetwelk een valsnelheid had van 12 tot 13 c.M. per sec. Aan het valapparaat waren 2 contacten zóó aangebracht, dat het mogelijk was met behulp van een electromagnetisch signaal op een kymographion precies op te teekenen, wanneer de photographische plaat achter de spleet passeerde. Werd nu op het kymographion boven deze signaalcurve de verdikking van den triceps bij zijn samentrekking opgeteekend, dan konden wij dus steeds nauwkeurig vaststellen, welk gedeelte van het mechanomyogram overeenkwam met het opgenomen electromyogram. De samentrekking van den triceps werd in de meeste proeven opgewekt door zacht rhythmisch (1 à 2 × per sec.) bekloppen van de dorsale vlakte van het halsmerg ongeveer ter hoogte van het 6de halsmergsegment, met het knopje van een z.g.n. wortelhaakje. In sommige proeven werd het ruggemerg met een constanten stroom geprikkeld, tengevolge waarvan de triceps eveneens in contractie geraakte. Zie voor deze proeven met electrische prikkeling later.

Nadat in eenige curven het electromyogram van den normalen triceps was opgeteekend, werden van het geisoleerde stuk ruggemerg alle achterwortels beiderzijds door-

[1]) DUSSER DE BARENNE. Untersuchungen über die Aktionsströme der quergestreiften Muskulatur, enz. l.c. blz. 110.

gesneden en nu wederom door dezelfde mechanische prikkeling de triceps tot contractie gebracht en zijn actiestroomen opgeteekend. Dan werd op de dorsale vlakte van het geisoleerde stuk ruggemerg plaatselijk 1 of 2 % novacaine oplossing gebracht en nu in regelmatige tusschenpoozen van 5 tot 10 minuten electromyogrammen van den triceps door mechanische prikkeling van het ruggemerg opgeteekend. Met behulp van een trillende staaf (chronoscoop van KAGENAAR) met luchttransport werd in alle opnamen op de photographische plaat de „tijd" in 0,1 secunden aangegeven.

Ten slotte nog een enkel woord over het tellen der schommelingen. Waar van een regelmatig rhythme in verreweg de meeste onzer curven, althans in die van de normale spier, geen sprake is, moet men wel *alle* toppen, hoe klein ook, tellen, wil men niet volkomen willekeurig allerlei schommelingen uitschakelen. Onze tellingen werden steeds over een zoo lang mogelijk tijdsverloop verricht, meestal 0,5 sec., soms zelfs over 1 sec. of nog langer.

Proefondervindelijke gegevens.

Het bleek al spoedig, dat de functioneele toestand van het geisoleerde stuk ruggemerg, dat ontstaat door een onthoofdingssnede op den overgang van halsmerg en verlengde merg en door een meer caudale dwarse doorsnijding ter hoogte van Th. III of IV, spoedig achteruitging en dat in sommige gevallen de prikkelbaarheid verdween. Deze vermindering van prikkelbaarheid laat zich zeer plausibel verklaren, als men bedenkt, dat door de doorsnijding ter

hoogte van Th. III of IV de bloedvaten der buikingewanden, dus de vaten van het z.g.n. splanchnicusgebied, voor een groot deel van hun nerveuze centra in het ruggemerg afgesneden worden; een sterke vaatverwijding in dat splanchnicus gebied zal hierdoor veroorzaakt worden, met als gevolg hiervan een daling van den algemeenen bloedsdruk. Dit zal ongunstig werken op den functioneelen toestand van het centrale zenuwstelsel, en wellicht het ongunstigst op dien van het blootgelegde deel van het ruggemerg. Toen in eenige proeven bemerkt werd, dat de frequentie der actiestroomen bij mechanische prikkeling van het ruggemerg vóór en nà de doorsnijding daarvan ter hoogte van Th. III of IV dezelfde was, hebben wij daarna deze laatste caudale doorsnijding achterwege gelaten en daarmede de functioneele toestand van het stuk ruggemerg, waarop wij onze proefnemingen verrichtten, veel langer goed gehouden.

Allereerst hebben wij dus nu te vergelijken de electromyogrammen van den m. triceps verkregen door zacht bekloppen van de dorsale vlakte van het ruggemerg in het niveau van Cerv. VI *vóór* en *na* de doorsnijding van de achterwortels, die aan beide zijden hetblootgelegde stuk ruggemerg, dus van C. I—Th. II of III, binnentreden. In de meeste gevallen ziet men dan *geen* of *althans geen noemenswaardige* vermindering van het aantal actiestroomen.

Zie onderstaand protocol:

Kat VIII. Aethernarcose, tracheacanule, kunstmatige ademhaling, vagi aan den hals doorgesneden, carotiden afgebonden, kunstmatige verwarming.

Ruggemerg blootgelegd van af C. I tot Th. IV.

Onthoofding 2^{40} p.m. Ruggemerg dwars doorgesneden ter hoogte van Th. III.

Aethertoevoer afgezet.

Mechanische prikkeling van de dorsale vlakte van het 6e halsmergsegment door zacht rhythmisch bekloppen met een frequentie van 1 à 2 slagen per sec. Zie fig. 1.

Rectale temp. 37,7° C. Frequentie der actiestroomen 83 × 2 = **166** per sec.

4^{30} p. m. achterwortels beiderzijds doorgesneden van C. II tot en met Th. II (door autopsie gecontroleerd).

Nu weer mechanisch het ruggemerg geprikkeld op de zelfde plaats. Zie fig. 2. Rectale temp. 37,6° C.

Frequentie der actiestroomen 82 à 83 × 2 = 164 à **166** p. sec.

Ook in andere proeven vonden wij geen vermindering van het aantal actiestroomen na de doorsnijding der achterwortels, in sommige een geringe afname, die evenwel veel minder was dan die, welke in de reeds aangehaalde proeven van Dusser de Barenne [1]) gevonden werd.

Haast elke proef waarin de achterwortels doorsneden werden zou tot staving van deze uitspraak kunnen dienen, b.v.:

Kat XIX. Vervaardiging van het reflexpreparaat als in het vorige protocol. Ruggemerg blootgelegd van C. I tot Th. IV.

Onthoofding 3^{30} p.m. Rectale temp. 37,8° C.

Mechanische prikkeling op de beschreven manier der dorsale vlakte van het ruggemerg ter hoogte van C. VI.

3^{48} wordt de curve van fig. 3 opgenomen. Frequentie der actiestroomen 97 × 2 = **194** per sec.

3^{53} Doorsnijding der achterwortels van C. II tot en met Th. II beiderzijds.

---

[1]) Dusser de Barenne. Skandin. Archiv f. Physiol. l.c.

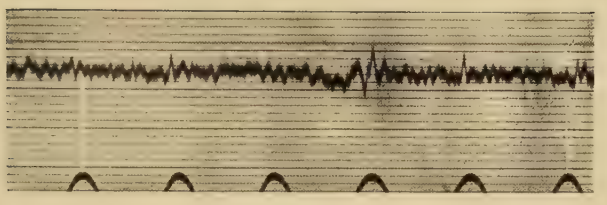

Fig. 1.

Actiestroomen van triceps der onthoofde kat, verwekt door mechanische prikkeling van de dorsale vlakte van het ruggemerg ter hoogte van het VIde halsmergsegment Rectale temp van het proefdier = 37,7° C.
Frequentie 166/sec.

In alle curven is onderaan de tijd in 0,1 sec. aangegeven. Het begin van deze en alle volgende curven ligt aan de linkerkant der figuur.
Waar niet anders vermeld, is de frequentie der actiestroomen geteld over 0,5 sec., tusschen de aangegeven lijnen.

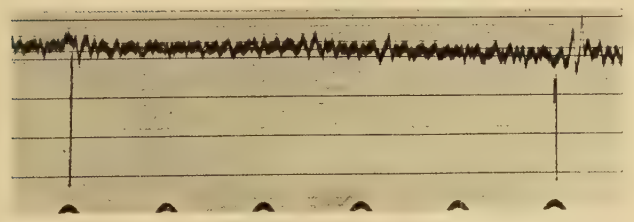

Fig. 2.

Actiestroomen onder dezelfde omstandigheden als van fig. 1 opgenomen na doorsnijding van alle achterwortels (beiderzijds) van C. II tot en met Th. II. Temp. = 37,6° C.
Frequentie 165/sec.

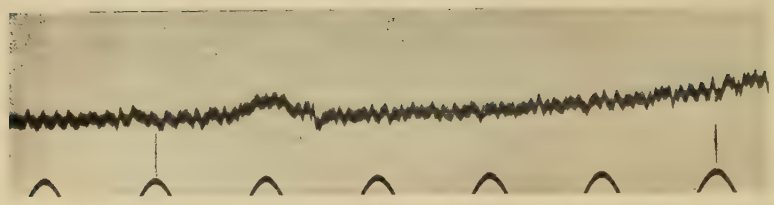

Fig. 3.

Mechanische prikkeling van het ruggemerg ter hoogte van C. VI eener onthoofde kat. Temp. = 37,8° C.
Frequentie 194/sec.

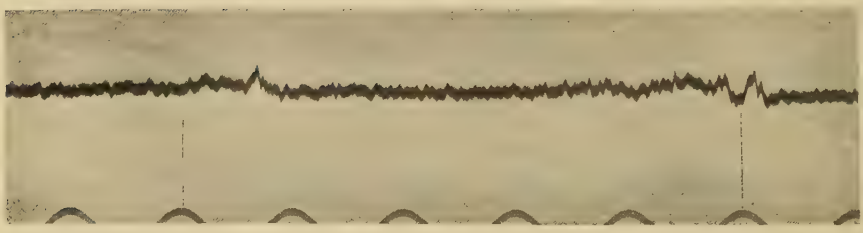

Fig. 4.

Mechanische prikkeling van het ruggemerg ter hoogte van C. VI, na doorsnijding van alle achterwortels van CII tot en met Th II. Temp. = 37,9° C.
Frequentie 193/sec.

4^{02} wordt de curve van fig. 4 op genomen. Rectale temp. 37,9° C. Frequentie der actiestroomen 96 à 97 × 2 = 192 à 194 per sec.

Het verdere deel van het protocol doet hier niet ter zake.

In proeven als de hier medegedeelde, in de acute proefneming zelfs slechts eenige minuten na de doorsnijding van zoo vele achterwortels, is derhalve bij deze wijze van prikkeling, de frequentie der actiestroomen niet of nagenoeg niet verminderd.

Hoe is dit gegeven te rijmen met dat der zoo juist aangehaalde proeven van DUSSER DE BARENNE, waar toch in beide gevallen de proprioceptieve impulsen uit de zich samentrekkende spier uitgeschakeld waren.

De verklaring die het meest voor de hand ligt is deze.

In onze proeven waren weliswaar de proprioceptieve impulsen uitgeschakeld, maar door de mechanische prikkeling vanuit de dorsale vlakte van het ruggemerg werden de daar gelegen centrale sensible mechanismen, die der achterste zuilen van de grijze stof, direct geprikkeld en daarmede de periphere proprioceptieve impulsen als het ware door kunstmatig verwekte centrale vervangen. In de proeven van DUSSER DE BARENNE was dit natuurlijk niet het geval. Wel uit zich de uitschakeling der achterwortels in de meeste onzer proeven in een kleiner worden der amplitude der actiestroomen. Uit dit gegeven blijkt tevens dat een kleiner worden der amplitude der actiestroomen geenszins tot vermindering der frequentie aanleiding behoeft te geven; hiervan zullen wij later nog duidelijker voorbeelden laten zien.

Toen dit gegeven, waarvoor wij zooeven een o.i. plausibele verklaring aangegeven hebben, vaststond, hebben wij in latere proeven dit deel van het ingrijpen achterwege gelaten. Daarmede bereiken we tevens het voordeel, dat het reflexpreparaat in beteren toestand bleef; het is toch zeer begrijpelijk, dat, zooals reeds bij de bespreking van de methodiek werd opgemaakt, de doorsnijding van zoo vele achterwortels èn op zichzelf, èn door de ongetwijfeld daardoor veroorzaakte minder goede voorziening met bloed van het ruggemerg, allicht een minder goede fuctioneele toestand van dit deel van het centrale zenuwstelsel ten gevolge zal hebben. Indien de doorsnijding der achterwortels gevolgd was door een vermindering der actiestroomen, zou het interessant geweest zijn, ook dit tusschenstadium der proefneming steeds mede op te nemen; nu echter was het overbodig en zelfs om de vermelde reden minder gewenscht, zoodat wij in de latere proeven dit deel van het ingrijpen achterwege gelaten hebben. Wij hebben dus getracht direct na de opname van het normale electromyogram, de achterhoorn-mechanismen, door plaatselijke novocaine aanwending uit te schakelen.

Het resultaat van deze proeven en ook van die, waarin wij het novocaine eerst na achterworteldoorsnijding aanbrachten, is zonder uitzondering het volgende geweest.

In alle proeven was na de novocaine aanwending een duidelijke afname der frequentie der actiestroomen van den triceps waar te nemen, die in sommige proeven naarmate het tijdstip der plaatselijke narcose langer terug lag, dus met voortschrijdende narcose der achterhooren-mechanismen, allengs grooter werd. In andere proeven was de af-

name weliswaar zeer duidelijk maar niet geleidelijk progredient, zooals in de zooeven bedoelde proeven, en waren b.v. de actiestroomen bij de volgende opname, die met 5 minuten tusschenpooze opgenomen werd, vrijwel verdwenen.

Het is wellicht hier de plaats even aan te geven wat, naar onze meening, bij de mechanische prikkeling van het ruggemerg in deze proeven geschiedt.

Door het bekloppen van de dorsale vlakte van het ruggemerg prikkelt men niet alleen 1° de voortzetting der achterwortelvezels in het ruggemerg, maar hoogstwaarschijnlijk 2° de z.g.n. schakelneuronen, 3° de motorische neuronen. De in deze verschillende systemen verwekte prikkelingstoestanden vloeien ten slotte alle af naar de spier langs de laatste gemeenschappelijke wegen, de motorische zenuwvezels en komen aan de spier tot uiting als de „tetanische" spiercontractie met zijn begeleidende electrische verschijnselen.

Door de plaatselijke novocaine aanwending worden de sub 1 en 2 genoemde systemen meer en meer genarcotiseerd, zoodat bij voortschrijdende narcose allengs steeds minder impulsen door de mechanische prikkeling van het ruggemerg verwekt worden, totdat ten slotte, in het ideale geval, alleen de motorische neuronen, door hun ventrale ligging de meeste kans hebbende aan de plaatselijke narcose te ontsnappen, hun prikkelingstoestand aan de motorische zenuwvezels overdragen.

Het is natuurlijk niet te doen steeds in elke proef een bepaald stadium van plaatselijke narcose uit te kiezen, zoodat wij hier min of meer toevallig nu eens een fraaie geleidelijke afname van de frequentie der actiestroomen ontmoetten,

dan weer een ruggemerg met klaarblijkelijk weinig resistentie tegen novocaine, zoodat reeds spoedig alle actiestroomen verdwenen waren. In eenige van deze proeven troffen wij een stadium aan, waarin de actiestroomen niet alleen veel minder talrijk waren geworden, maar bovendien zeer regelmatig in hun opvolging, zoodat hier dan, men zou haast kunnen zeggen, een sinusrhythme, aanwezig was.

Wij willen hiervan een paar protocollen als voorbeeld geven.

Als eerste zullen wij dat van dezelfde proef als die van fig. 3 en 4 nemen.

Kat XIX. Aethernarcose. Tracheacanule. Kunstmatige ademhaling. Vagi aan den hals doorgesneden. Carotiden afgebonden. Kunstmatige verwarming.

Ruggemerg blootgelegd van af C. I tot Th. IV.

Onthoofding 3^{30} p. m.; rectale temp. 37.8° C.

Mechanische prikkeling op de beschreven manier van de dorsale vlakte van het ruggemerg ter hoogte van C. VI.

3^{48} wordt de curve van fig. 5 (dezelfde van fig. 3) opgenomen.

Frequentie der actiestroomen $97 \times 2 = 194$ per sec.

3^{53} Doorsnijding der achterwortels beiderzijds van C. II tot Th. III.

4^{02} wordt de curve van fig. 6 (dezelfde van fig. 4) opgenomen; rectale temp. 37.9° C.

Frequentie der actiestroomen 96 à $97 \times 2 =$ 192 à 194 per sec.

4^{23} wordt op de dorsale vlakte van het ruggemerg vanaf C. II tot en met Th. III 1 % novocaineoplossing plaatselijk aangebracht. Daar de vloeistof door toluidineblauw blauw gekleurd is, blijkt deze werkelijk tot de dorsale vlakte beperkt te blijven.

4^{39} wordt de curve van fig. 7 opgenomen. Rectale temp. 38° C. Frequentie der actiestroomen $79 \times 2 = 158$ per sec.

4^{41} wordt nog de curve van fig. 8 opgeteekend, steeds bij dezelfde manier van mechanische prikkeling van het ruggemerg in het niveau van C. VI.

Fig. 5.

Mechanische prikkeling van het ruggemerg ter hoogte van C. VI eener onthoofde kat. Temp. = 37,8° C.
Frequentie 194/sec.

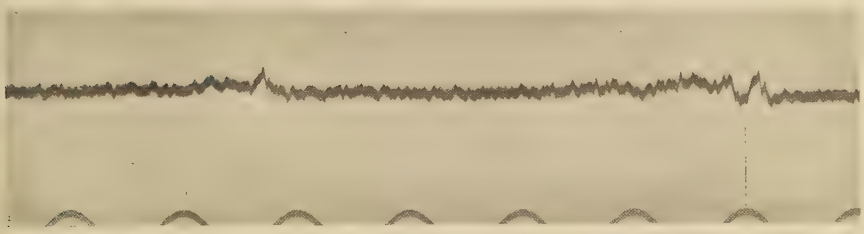

Fig. 6.

Mechanische prikkeling van het ruggemerg ter hoogte van C. VI, na doorsnijding van alle achterwortels van CII tot en met Th II. Temp. = 37,9° C.
Frequentie 193/sec.

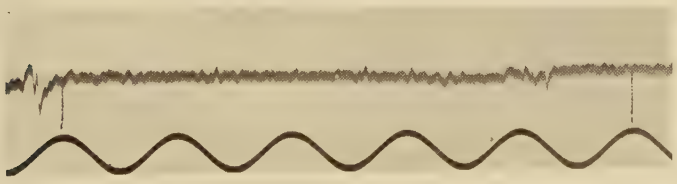

Fig. 7.

Actiestroomen op mechanische prikkeling van het ruggemerg nadat de geheele dorsale vlakte van het blootgelegde ruggemerg plaatselijk met 1 % novocaine oplossing genarcotiseerd is. Temp. = 38° C. Tijd van opname 4.39.
Frequentie 158/sec.

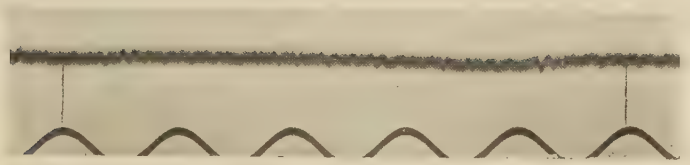

Fig. 8.

Rect. temp. 38° C. Tijd van opname 4.41.
Frequentie 147/sec.

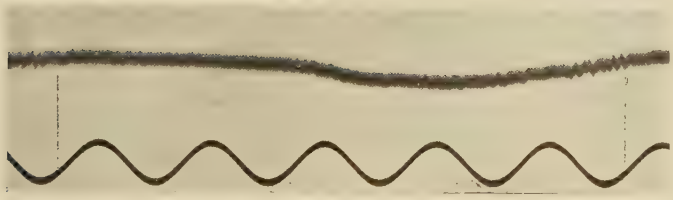

Fig. 9.

Opgenomen nadat nogmaals 1% novocaine oplossing aangebracht is.
Rect. temp. 38° C. Tijd van opname 4.57.
Frequentie 115/sec.

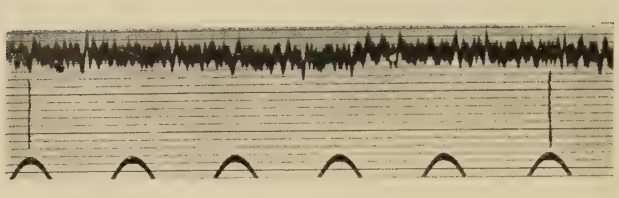

Fig. 10.

Actiestroomen van triceps op mechanische prikkeling van het ruggemerg ter hoogte van C. VI. Temp. 37,2°; tijd van opname 1.50.

Frequentie 201/sec.

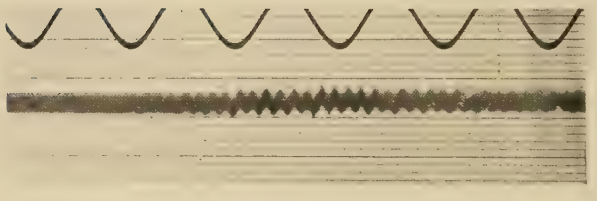

Fig. 11.

2.05—2.10 achterwortels doorgesneden. 2.32 1 % novocaine op de dorsale vlakte van het ruggemerg aangebracht.

Temp. 37.1° C. Tijd van opname 3.02.

Frequentie 77/sec.

Actiestroomen geteld over 0,3 sec.

Frequentie der actiestroomen 73 à 74 × 2 = **146** à **148** per sec.

4^{48} wordt nog eens 1 % novocaineoplossing op de geheele dorsale vlakte van het blootgelegde ruggemerg aangebracht.

4^{57} wordt de curve van fig. 9 opgenomen; rectale temp. 38° C. Frequentie der actiestroomen 57 à 58 × 2 = **114** à **116** per sec.

Het resultaat van deze proef is dus, dat na de doorsnijding der achterwortels geen afname der frequentie der actiestroomen is waar te nemen, wel daarentegen een geleidelijke afname na plaatselijke narcose der achterhoormechanismen met novocaine, en wel van **194** per sec. tot ca. **115** per sec. dus van 79 op de 194, wat een afname van ca. **40** % beteekent. Bovendien is in de origineele photographische opname van de curve van fig. 9 zeer duidelijk te zien dat hier en daar, en wel juist waar zij het grootst zijn, de actiestroomen een zeer regelmatig type gekregen hebben.

Veel duidelijker nog is deze verlangzaming en ook het optreden van een dergelijk bijna „sinusoidaal" rhythme in de volgende proef.

Kat XIII. Aethernarcose. Tracheacanule, kunstmatige ademhaling en verwarming. Vagi doorgesneden, carotiden afgebonden. Ruggemerg blootgelegd van C. I tot Th. III. Onthoofding 11^{25} a.m. Aether afgezet. Ag-electroden in rechter m. triceps.

1^{50} wordt de curve van fig. 10 opgenomen, door mechanische prikkeling van de dorsale vlakte van het ruggemerg ter hoogte van C. VI. Rectale temp. 37.2° C.

Frequentie der actiestroomen 100 à 101 × 2 = ca. **201** per sec.

2^{05}—2^{10} beiderzijds worden de achterwortels van C. I tot Th. III doorgesneden.

2^{32} 1 % novocaine aangebracht op de dorsale vlakte van het blootgelegde deel van het ruggemerg.

3^{02} Mechanische prikkeling van het ruggemerg ter hoogte van C. VI en opname van fig. 11. Rectale temp. 37.1° C. Frequentie der actiestroomen 23 × $\frac{10}{3}$ = ca. **77** per sec.

Naast de sterke afname der frequentie van de actiestroomen treft ook hier weer het optreden van een groote regelmatigheid in het uiterlijk der actiestroomen na de novocainisatie; men vergelijke daarmede de volkomen onregelmatigheid daarvóór aanwezig.

Nog een protocol dat te dezen opzichte zeer duidelijk is, is het volgende:

Kat XXXI. Aethernarcose. Tracheacanule. Kunstmatige ademhaling. Ruggemerg blootgelegd van af C. I tot en met Th. III, bijna zonder eenige bloeding. Onthoofding 2^{20} p.m. Kunstmatige verwarming. Ag-$AgCl_2$ electroden in het distale derde deel van den rechter triceps, ca. 1 c.M. diep en op 1 cM. afstand van elkaar. Mechanische prikkeling van de dorsale vlakte van het ruggemerg in het niveau van C. VI. Rectale temp. 35° C. (de kunstmatige verwarming is door een vergissing pas onmiddellijk na de onthoofding aangezet.)

3^{10} wordt de curve van fig. 12 opgenomen; rect. temp. 35° C. Frequentie der actiestroomen $76 \times 2 = 152$ per sec.

3^{37} is de frequentie der actiestroomen 140 per sec., rectale temp. 35° C.

4^{02} wordt de dura geopend en 2 % novocaineoplossing op de dorsale vlakte van het ruggemerg aangebracht van C. I tot Th. III.

4^{24} wordt de curve van fig. 13 opgenomen; rect. temp. 34.7° C. Nog zeer krachtig voelbare contractie der spier.

Frequentie der actiestroomen $29 \times 2 = 58$ per sec.

Bijna zuiver „sinus" rhythme. Tot het eind der proef, 4^{35}, reageert het reflexpreparaat goed; dan wordt het door verstikking opgeofferd.

De frequentie der actiestroomen van de normale spier is in deze proef lager dan gewoonlijk, wat waarschijnlijk wel veroorzaakt zal zijn door de te lage lichaamstemperatuur. Ook deze proef laat dus zien dat na novocaineaanwending, een zeer sterke verlangzaming der frequentie van de actie-

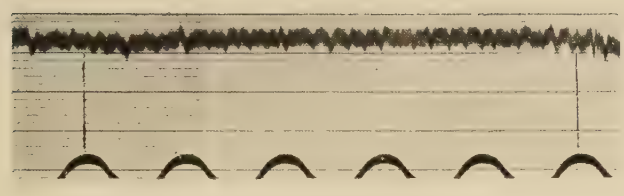

Fig. 12.

Actiestroomen van triceps op mechanische prikkeling van het ruggemerg ter hoogte van C. VI.
Temp. = 35° C. Tijd van opname 3.10.
Freguentie 152/sec.

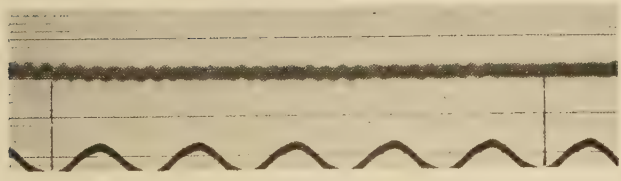

Fig. 13.

Actiestroomen van triceps op mechanische prikkeling van het ruggemerg ter hoogte van C. VI, na aanbrengen van 2 % novocaine oplossing op het ruggemerg.
Temp. 34.7° C. Tijd van opname 4.24.
Frequentie 58/sec.

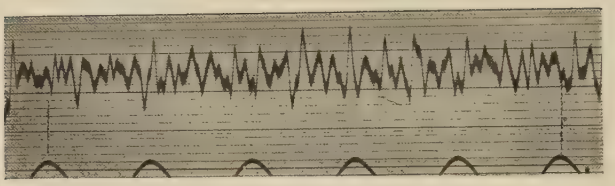

Fig. 14.

Actiestroomen van triceps bij onthoofde kat door mechanische prikkeling van het ruggemerg ter hoogte van C. VI.
Temp. 35.5° C. Tijd van opname 3.01.
Frequentie 114/sec.

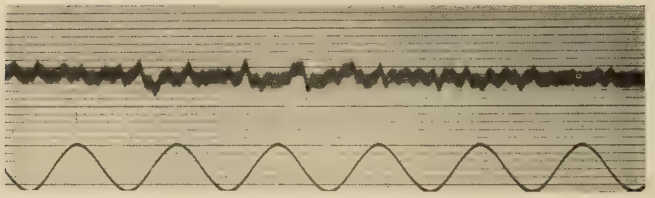

Fig. 15.

Naontlading door de mechanische prikkeling, die de curve van fig. 14 verwekte. Tijd van opname 3.02.
Frequentie 104/sec.

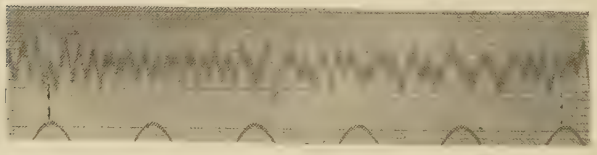

Fig. 16.

Ook bij deze opname was het ruggemerg nog niet plaatselijk genarcotiseerd.
Temp. 35.8° C. Tijd van opname 3.18.
Frequentie 106/sec.

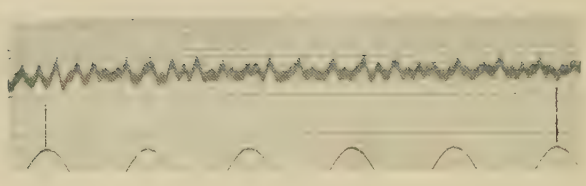

Fig. 17.

Curve genomen nadat om 3.23 de dorsale vlakte van het ruggemerg plaatselijk met 2% novocaineoplossing was vergiftigd van C. I—Th. III.
Temp. 36° C. Tijd van opname 3.30.
Frequentie 96/sec.

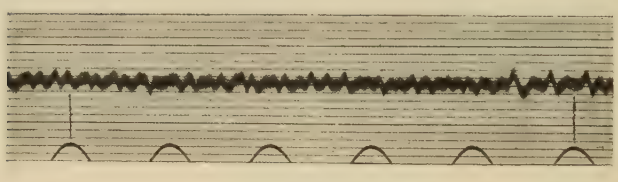

Fig. 18.

Temp. 36° C. Tijd van opname 3.39.
Frequentie 84/sec.

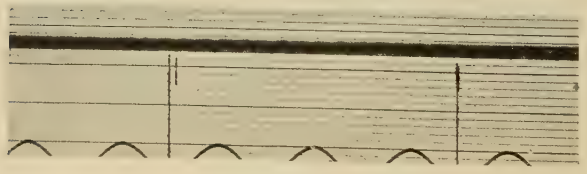

Fig. 19.

Temp. 36° C. Tijd van opname 4.05.
Frequentie 53/sec.
Actiestroomen geteld over 0,3 sec.

stroomen optreedt, in dit geval van ca. 145 per sec. tot 56 per sec.; derhalve een afname van 89 op de 145, d.i. van ca. **61** %. Bovendien is hier de groote regelmatigheid der actiestroomen na de novocainisatie opvallend.

Nog een proef waarin zeer duidelijk een sterke afname van de frequentie der actiestroomen aan te toonen was, is de volgende:

Kat XXXIV. Operatieve ingrepen als tevoren. Blootleggen van het ruggemerg van C. I tot Th. III. Onthoofding 2^{25} p.m. Mechanische prikkeling van het ruggemerg ter hoogte van C. VI.

3^{01} curve van fig. 14 opgenomen, rectale temp. 35.5° C.

Frequentie der actiestroomen $57 \times 2 = 114$ per sec.

3^{02} wordt curve van fig. 15 opgenomen, welke nog een naontlading is, tengevolge van de prikkeling, waardoor de actiestroomen van fig. 14 verwekt werden. Frequentie $52 \times 2 = 104$ per sec.

3^{18} curve van fig. 16 door hernieuwde mechanische prikkeling opgenomen; rectale temp. 35.8° C.

Frequentie der actiestroomen $53 \times 2 = 106$ per sec.

3^{23} 2 % novocaine oplossing streng plaatselijk op de dorsale vlakte van het geheele blootgelegde stuk ruggemerg aangebracht.

3^{30} curve van fig. 17 opgenomen; rectale temp 36° C.

Frequentie der actiestroomen $48 \times 2 = 96$ per sec.

3^{39} curve van fig. 18 opgenomen; rectale temp. 36° C.

Frequentie der actiestroomen $42 \times 2 = 84$ per sec.

4^{05} curve van fig. 19 opgenomen; rectale temp. 36° C.

Frequentie der actiestroomen $16 \times \frac{10}{3} = 53$ per sec.

Ook in deze proef wederom een duidelijke afname van de frequentie der actiestroomen van ca. 114 per sec. tot 53 per sec. = 61 op 114 d.i. ca. **53** %. Ook hier weer is na de novocainisatie van de sensible mechanismen het type der actiestroomen veel regelmatiger. Fig. 14 tot en met fig. 19 hebben dus alle betrekking op dezelfde proef.

Ook bij den kikvorsch hebben wij eenige soortgelijke proeven gedaan, met denzelfden uitslag.

Een protocol moge hier ter toelichting volgen.

Rana esculenta.

9^{30} a.m. Door steek achter het achterhoofdsbeen onthoofd en de hersenen door uitboren verwoest. Daarna het ruggemerg over de geheele lengte blootgelegd, waarna prompte reflexen. Het ruggemerg wordt met een vochtig watje bedekt en het dier tot 's middags aan zichzelf overgelaten (in koud vertrek, 8° C. kamertemperatuur.)

1^{30} Het proefdier in buikligging vastgespeld op een paraffineblok, de achterpooten in strekstand en maximale abductie. Ook de knie en voetgewrichten worden vastgestoken en het bekken op de onderlaag gefixeerd, zoodat het reflexpreparaat zoo goed mogelijk gefixeerd is. In de m. semimembranosus van den rechter achterpoot worden loodrecht 2 kleine zilveren naaldjes, die op de beschreven manier galvanoplastisch met $AgCl_2$ bedekt waren, van ca. 10 m.M. lengte gestoken; de verbindingslijn der twee electroden ligt in de lengteas van de spier. Door twee zeer dunne aan de electroden gesoldeerde koperdraadjes, die over een geisoleerde staaf hingen werd voorkomen, dat de electroden, door de zwaarte der verbindingsdraden naar den galvanometer, niet meer verticaal in de spiermassa stonden. Reeds een zachte aanraking van het ruggemerg, met een stijfgedraaid wattenpropje, was voldoende om krachtige actiestroomen in de spier te doen optreden.

1^{50} zeer krachtige reflexen op knijpen van een der teenen of eenig ander gebied van de huid van romp of ledematen.

2^{30} werd de curve van fig. 20 opgenomen door 1 × de dorsale vlakte van het onderste deel van het ruggemerg met het watje aan te raken. Frequentie der actiestroomen: $51 \times 2 = 102$ per sec.

3^{44} werd streng plaatselijk 2 % novocaine oplossing op de geheele dorsale vlakte van het blootgelegde ruggemerg aangebracht.

3^{50} Op knijpen van de teenen van denzelfden achterpoot nog duidelijke reflexen, maar zwakker dan tevoren, daarna werd de curve van fig. 21 opgenomen.

Frequentie der actiestroomen $40 \times 2 = 80$ per sec.

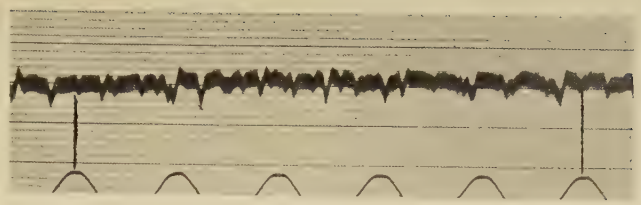

Fig. 20.

Actiestroomen van m. semimenbranosus van onthoofde Rana esculenta op aanraken met een watje van het onderste deel van het ruggemerg.

Frequentie 102/sec.

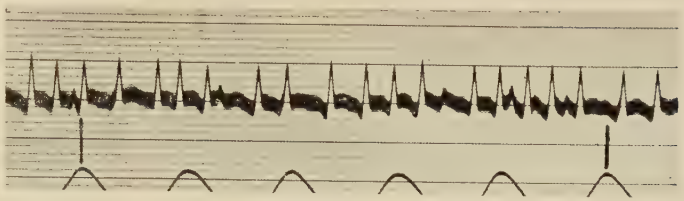

Fig. 21.

Nadat om 3.44 2% novocaineoplossing op de dorsale vlakte van het ruggemerg plaatselijk is aangebracht, wordt 3.50 de curve van fig. 21 opgenomen.

Frequentie 80/sec

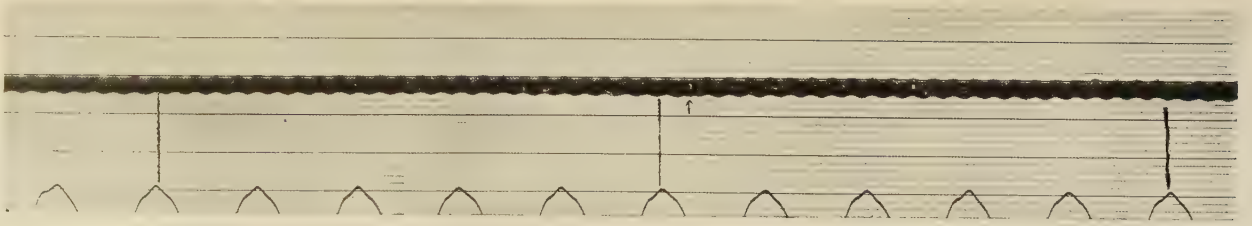

Fig. 22.

Tijd van opname 3.55.

Frequentie 50/sec.

3^{55} Er zijn geen reflexen meer op te wekken van uit de achterpooten, op mechanische prikkeling (1 × aanraken) van de dorsale vlakte van het ruggemerg nog een duidelijke, zij het ook zwakke contractie van de M. semimenbranosus, waaraan de curve van fig. 22 beantwoordt. Frequentie der actiestroomen 50 per sec.

Hieruit blijkt dus dat bij den kikvorsch analoge verhoudingen bestaan als bij het warmbloedige dier. Zeer fraai is ook in deze proef het zeer regelmatige „sinus" rhythme der actiestroomen na de novocaine aanwending, dat slechts op één plaats bij het ↓ door een tusschengeschoven actiestroom wordt onderbroken. Het rhythme is zoo regelmatig sinusoidaal, dat men geneigd zou zijn aan een kunstproduct door vagabondeerende wisselstroom te denken. Daarvan is echter bij onze opstelling geen sprake; zonder „Erregung" staat de snaar absoluut stil.

Wij hebben ook nog gepoogd in meerdere proeven om op een andere wijze de op blz. 15 gestelde vraag te benaderen. In plaats door mechanische prikkeling van het ruggemerg, de spier tot samentrekking te brengen, hebben wij dit ook gedaan door doorstrooming van het halsmerg met een constanten stroom, vóór en na de novocaine narcose der dorsale, sensible mechanismen van het ruggemerg. De operatieve ingrepen en ook die voor de registratie van de actiestroomen van den m. triceps waren geheel dezelfde als in de reeds besproken proeven. Het eenige verschil was dus de wijze van prikkeling. De electrische prikkeling werd op de volgende wijze uitgevoerd.

Ter hoogte van C. II of III werd een zeer fijn zilverdraadje, galvanoplastisch met $AgCl_2$ bedekt, om het rugge-

merg gelegd; daartoe werd een kleine insnijding gemaakt in de dura, waardoor het draadje gevoerd werd. Ter hoogte van C. III of C. IV werd op de dorsale vlakte van het ruggemerg een smal, buigzaam, met $AgCl_2$ bedekt zilveren plaatje gelegd, dat zoolang de dura overigens intact was, door een klein gaatje in de dura werd ingebracht tusschen ruggemerg en dura, terwijl de druk der dura het plaatje op zijn plaats hield. De proximale electrode werd met de anode van een accubatterij verbonden, de caudale electrode met de kathode. In de keten werden bovendien twee contacten, een regelbare weerstand en een milli-ampèremeter opgenomen. Zoodoende kon op elk gewenscht oogenblik de constante stroom in de gewenschte sterkte aan het ruggemerg toegediend worden. De moeilijkheid was slechts het moment der prikkeling steeds te laten samenvallen met het korte tijdsverloop (ca. 1,2 sec.), gedurende welke de photografische plaat langs de spleet voorbijging. Door het sluiten van den stroom met een handsleutel was dit niet mogelijk; daarom werd door ons de volgende automatisch werkende inrichting gebruikt. Twee contacten waren zoodanig aan het valapparaat aangebracht, dat de zich naar boven bewegende zuigerstang reeds spoedig na het begin der photographische opname het contact voor de sluiting van den prikkelingsstroom in beweging bracht en een oogenblik later het contact voor de opening van dien stroom. Het eerstgenoemd contact was in een shunt-leiding van zeer geringe weerstand opgenomen; zoolang dit contract gesloten was ging er dus, practisch gesproken, geen stroom door het ruggemerg. Na opening moest derhalve de stroom den keten waarin het ruggemerg was opgenomen, doorloopen. Aldus

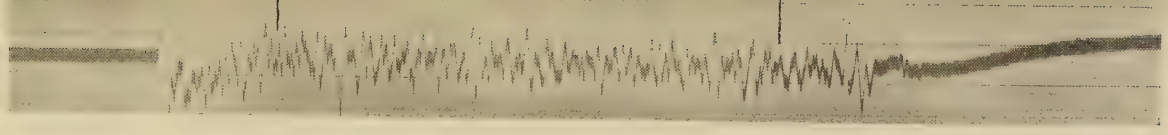

Fig. 23.

Galvanische prikkeling van het ruggemerg. Actiestroomen van triceps afgeleid. Temp. 38° C. Tijd van opname 3.40. Sterkte van den stroom is alle deze opnamen 10 m.A.
Frequentie 192/sec.

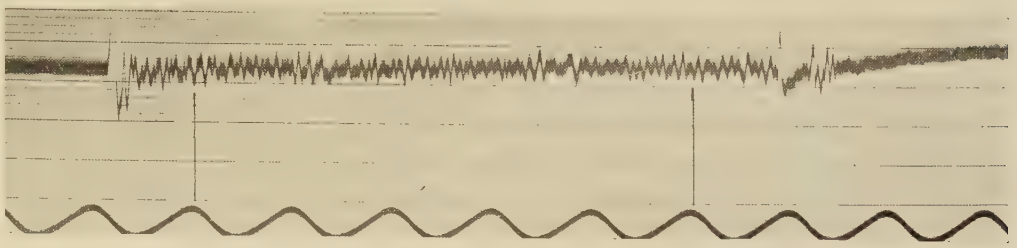

Fig. 24.

Opgenomen, nadat om 4.12 2 % novocaineoplossing op de dorsale vlakte van het blootgelegde ruggemerg plaatselijk is aangebracht.
Temp. 38° C. Tijd van opname 4.38.
Frequentie 190/sec.

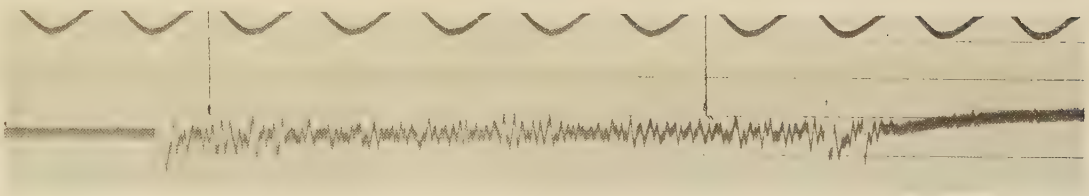

Fig. 25.

Temp. 38° C. Tijd van opname 4.23.
Frequentie 180/sec

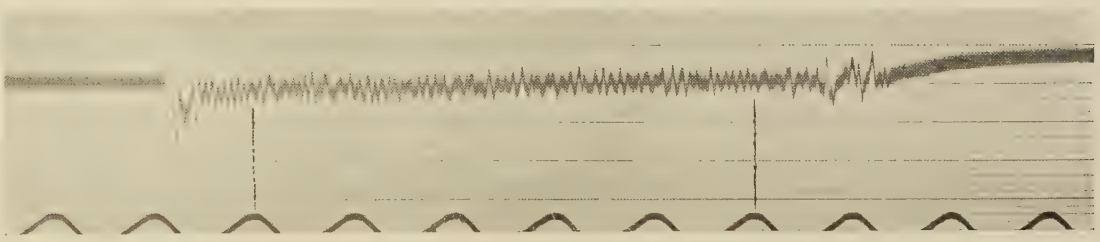

Fig. 26.

Om 4.28 werd nog eens 4% novocaineoplossing aangebracht. Rect. temp. 38° C. Tijd van opname 4.44.
Frequentie 174/sec.

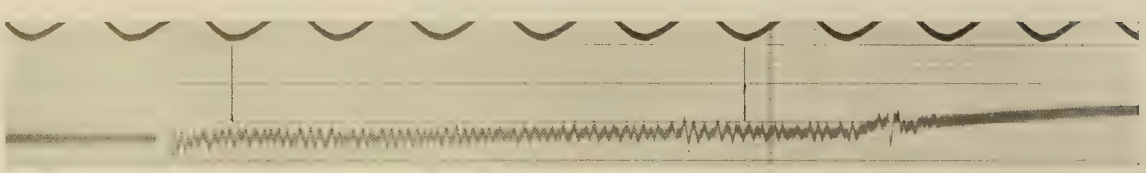

Fig. 27.

Te 5.15 nog 5% novocaineoplossing op het ruggemerg. Temp. 38° C. Tijd van opname 5 29.
Frequentie 150/sec.

werd automatisch de geheele duur der prikkeling met de daardoor verwekte electrophysiologische verschijnselen op de snelvallende plaat opgenomen.

Hier volgt een protocol als voorbeeld van deze serie proeven.

Kat XXVIII. Aethernarcose. Kunstmatige verwarming. Tracheacanule. Vagi doorgesneden. Carotiden afgebonden. Ruggemerg blootgelegd van C. I tot Th. III. Doorsnijding van het centrale zenuwstelsel op den overgang van C I en het verlengde merg. Aether af. Ag-draad tusschen dura en ruggemerg om het 2e halsmergsegment gelegd en aan de $+^e$ pool (anode) van de accu batterij verbonden; de platte electrode, eveneens tusschen dura en ruggemerg op de dorsale vlakte van C, III gelegd, tot kathode gemaakt. Ag-$AgCl_2$ electroden in rechter m. triceps.

3^{40} wordt de curve van fig. 23 opgenomen, rectale temp. 38° C. De sterkte van den constanten stroom die door het ruggemerg gevoerd wordt, is 10 milli-Ampères.

Frequentie der actiestroomen $96 \times 2 = 192$ per sec.

4^{12} dura geopend; 2 % novocaineoplossing plaatselijk aangebracht op de dorsale vlakte van het geheele blootgelegde deel van het ruggemerg van C. II tot Th. III.

4^{18} wordt de curve van fig. 24 opgenomen. Stroomsterkte 10 mA. rect. temp. 38° C.

Frequentie der actiestroomen $95 \times 2 = 190$ per sec.

4^{23} wordt de curve van fig. 25 opgenomen. Stroomsterkte 10 mA. rect. temp. 38° C.

4^{28} nog eens novocaine op de dorsale vlakte van het ruggemerg gebracht, nu een 4 % oplossing.

4^{44} wordt de curve van fig. 26 opgenomen. Stroomsterkte 10 mA. rect. temp. 38° C.

Frequentie der actiestroomen 86 à 87 $\times 2 = 173$ per sec.

5^{15} 5 % novocaine oplossing wordt aangebracht op de achtervlakte van het ruggemerg.

5^{29} wordt de curve van fig. 27 opgenomen; stroomsterkte 10 mA. rect. temp. 38° C.

Frequentie der actiestroomen 74 à 76 × 2 = 150 per sec.

De figuren 23 tot en met 27 hebben dus alle betrekking op deze proef.

Uit de hierboven afgebeelde curven blijkt, dat ook bij deze wijze van proefneming, na novocainisatie van de dorsale vlakte van het ruggemerg, de actiestroomen kleiner, minder frequent en regelmatiger worden.

De frequentie daalt echter lang niet zoo sterk als in de proeven met mechanische prikkeling van het ruggemerg; ook wordt het uiterlijk der actiestroomen geenszins dat van zulk een fraai „sinus" rhythme als in die proeven.

Al onze overige soortgelijke proeven gaven geheel analoge uitkomsten aan die op kat XXVIII. Nooit zagen wij een frequentieafname van de orde van grootte als in de proeven met mechanische prikkeling. Het meest voor de hand ligt om aan te nemen, dat deze relatief hooge frequentie, die ook in de latere stadia der novocainisatie nog aan te treffen is, veroorzaakt wordt door stroomlissen op de vezels der motorische wortels zelf en ook doordat bij deze sterke prikkeling, als de doorstrooming van het ruggemerg met een constanten stroom toch is, het geenszins onmogelijk is, dat ook een klein aantal „sensible" schakelcellen of synapsen daarvan, die aan de plaatselijke novocaine narcose ontsnapt zijn, nog op gezweept worden tot activiteit. Bovendien worden bij deze wijze van prikkeling waarschijnlijk ook nog verder ver wijderde mechanismen in actie gebracht, dan in de proeven met mechanische prikkeling.

Om al deze redenen leken ons deze proeven minder be-

wijskrachtig dan de uitvoerig besprokene met mechanische prikkeling van het ruggemerg en meenen wij met de hier medegedeelde te kunnen volstaan. Er zij echter nog eens op gewezen, dat ondanks deze minder gunstige omstandigheden toch ook al deze proeven een resultaat opleverden, dat geheel in dezelfde richting wijst als de overige proeven.

Wij komen derhalve op grond van ons feitenmateriaal, waaruit hier ter illustratie een greep is gedaan, tot de volgende proefondervindelijke feiten.

Het belangrijkste proefondervindelijke gegeven der hier medegedeelde proeven is, dat door novocainisatie der sensible mechanismen van het ruggemerg de frequentie der actiestroomen, die bij de samentrekking van den m. triceps onder invloed van de mechanische prikkeling van het ruggemerg optreden, een zeer belangrijke afname ondergaat.

Deze afname is in de verschillende stadia van een en de zelfde proef een allengs grooter wordende, die zoo ver kan gaan, met voorschrijdende plaatselijke narcose dier sensible mechanismen, dat ten slotte een daling der frequentie van 160 tot ca. 50 à 60 actiestroomen per sec. kan optreden.

Parallel met deze afname van het aantal actiestroomen worden deze ook geleidelijk aan regelmatiger en wanneer in de proefneming een zoo lage frequentie als van ca. 80 actiestroomen per sec. of nog lager bereikt is, zijn de actiestroomen zeer regelmatig geworden en is veelal zelfs een sinusoidaal rhythme op te merken.

Wij hebben nu nog te bespreken welke beteekenis deze proefondervindelijke gegevens hebben.

Men zou kunnen meenen, dat de frequentie-vermindering veroorzaakt wordt door het allengs kleiner worden der actiestroomen, waardoor verschillende toppen minder duidelijk in de snaarcurve afgebeeld en ten slotte onzichtbaar zouden worden. Al kan deze mogelijkheid niet ontkend worden en al zouden wij haar zelfs voor een deel willen laten gelden, toch kan zij zeker niet zonder meer als verklaring aangenomen worden. Immers hebben wij verschillende curven afgebeeld, waarin ondanks een duidelijke verkleining der actiestroomen toch hun frequentie onveranderd bleef, ja zelfs zijn er meerdere plaatsen in onze afbeeldingen aan te wijzen, waar, ook wanneer er een zeer regelmatig type der actiestroomen aanwezig is, deze nog grooter zijn dan in andere gevallen, waarin een veel grootere frequentie valt waar te nemen.

Bijzonder sprekend is ten dezen de vergelijking van de figuren 15 en 16, waarin een zeer groot verschil in amplitude van de meeste der actiestroomen is waar te nemen, terwijl de frequentie in beide curven gelijk is. Ook kan hiervoor verwezen worden naar de figuren 3 en 4, waarin ook onmiskenbaar een verschil in amplitude van het meerendeel der actiestroomen, zij het ook niet zoo sprekend als in fig. 15 en 16, is waar te nemen, terwijl ook hier de frequentie dezelfde is.

In de volgende figuren vinden wij enkele voorbeelden voor het in de tweede plaats gestelde gegeven. In fig. 11 is het aantal actiestroomen slechts 77 per sec., in fig. 10 daarentegen niet minder dan 201, hoewel het zonder meer duidelijk is, dat de amplitude van het meerendeel der actiestroomen in deze laatste figuur veel kleiner is, dan in de figuur met

de lage frequentie. Een tweede voorbeeld ten dezen vindt men bij vergelijking van fig. 20 en 21.

Men zou ook kunnen meenen, dat de verklaring daarin te vinden zou zijn, dat de spiercontractie eenigszins kleiner wordt tijdens de allengs voortschrijdende narcose der sensible mechanismen. Ook deze verklaring komt ons niet waarschijnlijk voor.

Verschillende onderzoekers hebben er al op gewezen, dat, althans bij de warmbloedige dieren, de frequentie der actiestroomen bij verschillend sterke centrale innervatie, dus bij verschillend sterke tetanische samentrekking der spier, niet verandert. De eerste die dit medegedeeld heeft voor de willekeurige samentrekking is weer PIPER geweest, maar ook de meeste onderzoekers na hem (DITTLER, FORBES, GARTEN, DUSSER DE BARENNE e.a.) hebben dit voor hun curven met veel hoogere frequentie der actiestroomen bij die willekeurige samentrekking gevonden. Ook bij de ontherseningsstijfheid heeft DUSSER DE BARENNE soortgelijke verhoudingen kunnen vaststellen. En ook in onze proeven is de juistheid van deze uitspraak gebleken. Verschillend sterke contracties geven ook in deze proeven bij hetzelfde proefdier dezelfde frequentie; zelfs tijdens de decrescente van een samengestelde spiercontractie is de frequentie gelijk aan die, welke tijdens de acme der contractie, gedurende het hoogste tetanische niveau, gevonden wordt. Waar wij telkens en telkens weer dit feit konden constateeren, en waar dit met het meerendeel der bevindingen in de literatuur neergelegd, in overeenstemming is, kunnen wij gevoeglijk met de hieronder afgebeelde curven volstaan. Fig. 28 geeft weer de actiestroomen van den triceps op mechanische

prikkeling der dorsale vlakte van het 6de halsmergsegment eener kat tijdens een krachtige contractie, Fig. 29 werd opgenomen gedurende de decrescente van een zwakkere contractie, op genoemde wijze bij dit proefdier verwekt.

Uit de hier afgebeelde curven blijkt dus duidelijk, dat bij verschillend sterke contracties ook in deze proeven gelijke frequenties der actiestroomen worden gevonden. Bij de zwakkere samentrekkingen der spier is bijna steeds op te merken dat de amplitude der actiestroomen kleiner is dan bij de meer krachtige contracties; dit feit bewijst nog eens weer, dat op zichzelf een verkleining van de amplitude der actiestroomen geen aanleiding behoeft te zijn voor een samensmelten van verschillende kleine topjes in de curven, zoodat in deze zuiver optische factor niet de oorzaak te zien is voor de afname der frequenties in deze proeven.

Op deze gronden komen wij er toe, aan te nemen, dat aan de afname der frequentie der actiestroomen onder de in deze proeven bestaande omstandigheden een afname van het aantal prikkels, die van uit het centrale zenuwstelsel langs de motorische neuronen naar de spier afdalen, ten grondslag ligt. De eenvoudigste, meest plausibele voorstelling is dan deze: naarmate de plaatselijke narcose der dorsale mechanismen in het ruggemerg voortschrijdt, neemt het aantal centripetale impulsen, die op de motorische neuronen inwerken, af. Wij komen aldus tot de voorstelling dat in die proeven, waarin ten slotte een relatief langzaam, regelmatiger, veelal „sinusoidaal" rhythme vastgesteld werd, de dorsale mechanismen door de plaatselijke narcose, geheel of vrijwel geheel uitgeschakeld waren. Dan zouden de nog aanwezige actiestroomen opgevat moeten

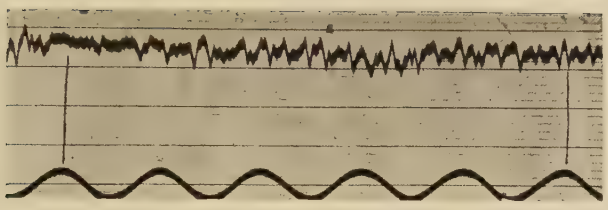

Fig. 28.

Actiestroomen van triceps op mechanische prikkeling van het ruggemerg tijdens acme eener samentrekking. Frequentie 140/sec.

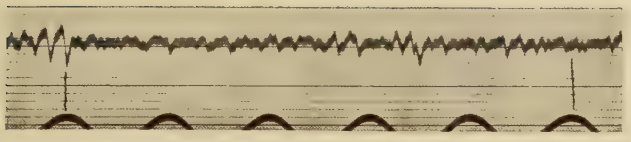

Fig. 29.

Actiestroomen van dezelfde spier als in fig. 28 tijdens de decrescente eener zwakkere contractie. Frequentie 140/sec.

worden als de weergave der motorische impulsen, die zonder superpositie van „sensible" impulsen naar de spier afvloeien.

De frequentie dezer impulsen der motorische neuronen op zichzelf is, volgens deze voorstelling, dus veel lager en regelmatiger dan die der impulsen welke onder normale verhoudingen bij verschillende vormen van innervatie de spier bereiken; dan immers zijn op het rhythme der motorische neuronen gesuperponeerd talrijke prikkels, die uit de sensible mechanismen van het ruggemerg inwerken op de motorische mechanismen in de voorste zuilen van het ruggemerg. Op deze wijze is ook zeer plausibel verklaard het volkomen onregelmatig uiterlijk, zoowel wat opvolging als grootte betreft, der actiestroomen bij centrale innervatie.

Wij moeten bij dit punt nog een oogenblik stilstaan, omdat de hier gegeven voorstelling afwijkt van de gewoonlijk, ten dezen opzichte, in de literatuur neergelegde zienswijze.

Over het algemeen toch wordt door de verschillende onderzoekers aangenomen, dat het onregelmatig karakter der actiestroomen bij de verschillende vormen van centrale innervatie verklaard moet worden door de aanname, dat de impulsen niet alle tegelijk langs de verschillende ascylinders, niet „unisono" de spier bereiken, maar dat er tusschen de impulsen in de verschillende zenuwvezels een grooter of kleiner phaseverschil bestaat. Inderdaad is deze voorstelling a priori de meest plausibele; het aantal motorische zenuwvezels in de periphere zenuw van een spier, als de triceps bv., is immers zoo groot, dat het alleszins waarschijnlijk te achten is, dat er wel altijd phaseverschil der impulsen in de verschillende vezels zou bestaan.

Toch zijn er bij nadere beschouwing verschillende argumenten aan te voeren, die deze zienswijze niet zoo aannemelijk doet zijn als zij oogenschijnlijk is. Allereerst de hier medegedeelde gegevens. Het is toch zeer moeilijk volgens de zoo juist weergegeven gangbare opvatting in te zien, hoe *bij onveranderde ligging der afleidingselectroden in de spier,* aanvankelijk een zeer onregelmatig type der actiestroomen aamwezig is, dat allengs plaats maakt voor een meer en meer regelmatig wordend type, totdat ten slotte zelfs een stadium bereikt kan worden van een zuiver regelmatig „sinusoidaal" type. Dan zouden er dus geen phaseverschillen meer aanwezig zijn; maar waarom niet, is geenszins duidelijk; het aantal motorische zenuwvezels waarlangs impulsen afdalen, is toch groot genoeg om deze, indien aanwezig, ook dan nog tot uiting te laten komen.

Volgens de hier bestreden opvatting, zou men toch ook mogen verwachten, dat de electromyogrammen volgens de vroeger gebruikelijke methode afgeleid, met de z.g.n. trechterelectroden bij den mensch of met behulp der met een groote oppervlakte op de spier liggende of om de geheele spier geslagen wollen draden of „lampepit"-electroden een veel onregelmatiger type zouden vertoonen dan de electromyogrammen, met naaldelectroden afgeleid. Bij de eerste groep van electroden toch is de gelegenheid om van een veel en veel grooter aantal spiervezels af te leiden zeker gegeven en toch, ondanks dat, zien wij in beide groepen van opnamen van de verschillende onderzoekers het zelfde type steeds weer gereproduceerd.

Dezelfde argumentatie is ook aan te voeren tegen de

zienswijze van LAPICQUE [1]), die dezelfde verklaring voor de onregelmatigheid der actiestroomen geeft en bovendien opmerkt dat de verschillende chronaxiën der dikkere en dunnere vezels nog een rol kunnen spelen.

Zou men dit argument van LAPICQUE aanvaarden, dan kan men hier tegen in brengen, dat niet is in te zien, hoe bij een of andere pees- of huidreflex, b.v. een kniepeesreflex een volkomen regelmatige diphasische actiestroom zou kunnen optreden, zooals het eerst door WERTHEIM SALOMONSON gevonden is; ook dan toch zouden phaseverschillen aanwezig moeten zijn, bv. althans zich in een paar neventopjes op de grootere diphasische schommelingen moeten uiten.

Hiertegen zou men wellicht willen aanvoeren, dat het kniepeesverschijnsel niet een reflexverschijnsel is, maar als een „peripheer" verschijnsel, zooals bv. GOWERS gemeend heeft, is op te vatten. Dit argument wordt echter ontzenuwd door het feit dat wij herhaaldelijk bij onze mechanische ruggemergsprikkelingen spiercontracties verkregen hebben, dus zeker „centraal" verwekte samentrekkingen, die elk begeleid werden door één enkele diphasische actiestroom. Een spiersamentrekking kan dus zeer goed reflectorisch verwekt zijn, en toch slechts één enkele diphasische actiestroom geven.

In den laatsten tijd hebben BASS en TRENDELENBURG [2]) met 2 paar naaldelectroden van 2 verschillende deelen van een spier *simultaan* met 2 snaargalvanometers de actiestroomen opgenomen; zij vonden in verschillende deelen der aldus

---

[1]) LAPICQUE. C. R. Soc. de Biol. 88, 1923, blz. 35.

[2]) E. BASS en W. TRENDELENBURG. Zur Frage des Rhythmus der Willkürinnervation des menschlichen Muskels. Zeitschr. f. Biol. 74, 1922, blz. 121.

verkregen, bij elkaar behoorende 2 curven een groote overeenstemming. Dit proefondervindelijk gegeven lijkt ons een groot bezwaar tegen de meestal, men mag wel zeggen, bijna unaniem gehuldigde opvatting.

Naar onze meening pleit dit door BASS en TRENDELENBURG vastgestelde feit eveneens zeer sterk ten gunste der op grond onzer proefondervindelijke gegevens naar voren gebrachte zienswijze.

Wij willen, aan het eind onzer beschouwingen gekomen, ons geenszins verhelen, dat een absoluut bewijs voor onze zienswijze, door onze proeven niet gegeven is; daarvoor zijn de verhoudingen te ingewikkeld. Een strikt bewijs zou o.i. slechts te geven zijn, indien het mogelijk ware de actiestroomen te registreeren tijdens de samentrekking van één spiervezel onder de impulsen van één zenuwvezel, één motorisch neuron zich samentrekkende. Zoolang deze proefomstandigheden nog niet verwezenlijkt zijn, zullen wij soortgelijke proeven als de hier aangegevene mogen en moeten benutten.

Deze wijzen dan, naar onze meening met de andere besproken argumenten en gegevens in die richting, dat de actiestroomen van een spier, bij haar door centrale innervatie verwekte contractie, de weergave zijn van de in elk der verschillende motorische zenuwvezels afloopende nerveuze impulsen. Deze zijn dus frequent en onregelmatig, omdat tijdens de contractie der spier van uit deze, uit de sensible apparaten der spier, langs haar proprioceptoren prikkels omhoog stijgen, die, reflectorisch op de motorische neuronen inwerkend, interfereeren met de door deze laatsten zelf uitgezonden impulsen. De „eigen frequentie" der im-

pulsen dier motorische neuronen is een veel lagere dan die, welke bij de normale spiercontractie geregistreerd kunnen worden. Waarschijnlijk is dat „eigen rhythme" der motorische neuronen een vrijwel regelmatig rhythme, waarbij ongeveer 50—80 impulsen per sec. uit het ruggemerg langs elke zenuwvezel naar de spiervezel worden afgezonden.

Samenvatting der proefondervindelijke gegevens.

1. Door mechanische prikkeling van de dorsale vlakte van het ruggemerg der kat en van de kikvorsch zijn spiercontracties op te wekken van dwarsgestreepte spieren, wier actiestroomen, bij de verschillende proefdieren, een frequentie hebben van 140—200, gemiddeld ca. 160 per sec.

2. Het type dezer actiestroomen is geheel hetzelfde als bij andere centrale vormen van innervatie, n.l. de ontherseningsstijfheid en de willekeurige spiercontractie bij den mensch. Zoo ook de frequentie dezer actiestroomen.

3. Bij hetzelfde proefdier vindt men in de opvolgende „normale" perioden vrijwel dezelfde frequentie steeds weer terug; met name is de frequentie bij verschillend sterke samentrekkingen dezelfde. Zelfs tijdens de decrescente eener samengestelde contractie is de frequentie der achtiestroomen gelijk aan die gedurende de acme der samentrekking vast te stellen. Wat bij verschillend sterke contractie verandert, is de amplitude der actiestroomen.

4. Uitschakeling der proprioceptieve impulsen door doorsnijding der betreffende achterwortels, heeft in *deze*

proeven niet een afname van de frequentie der actiestroomen ten gevolge. Dit feit wordt daardoor gereedelijk verklaard, dat in deze proeven de sensible mechanismen in het ruggemerg ook dan nog geprikkeld worden.

5. Na plaatselijke vergiftiging der dorsale mechanismen van het ruggemerg met novocaine vindt men constant een duidelijke afname van de frequentie der actiestroomen. Deze afname wordt bij voortschrijdende narcose der dorsale mechanismen allengs grooter; ten slotte kan een frequentie van slechts 50—60 actiestroomen per sec. optreden.

6. Tegelijkertijd ziet men het oorspronkelijke, onregelmatige type der actiestroomen meer en meer regelmatig worden, zoodat ten slotte in meerdere proeven bij langer bestaande narcose der achterhoornen een volkomen regelmatig, „sinusoidaal", langzaam rhythme is vast te stellen.

Steunend op al deze gegevens wordt de volgende stelling opgeworpen.

Het normale, onregelmatige, frequente type der actiestroomen (gemiddeld 160 per sec.) bij de verschillende vormen van centrale innervatie komt tot stand, doordat op de actiestroomen der motorische neuronen gesuperponeerd worden talrijke proprioceptieve (reflectorische) impulsen. Vallen deze laatsten weg, dan blijft over het „eigen" rhythme der motorische neuronen, dat *a*) veel langzamer (50—70 actiestroomen per sec.) en *b*) veel regelmatiger is.